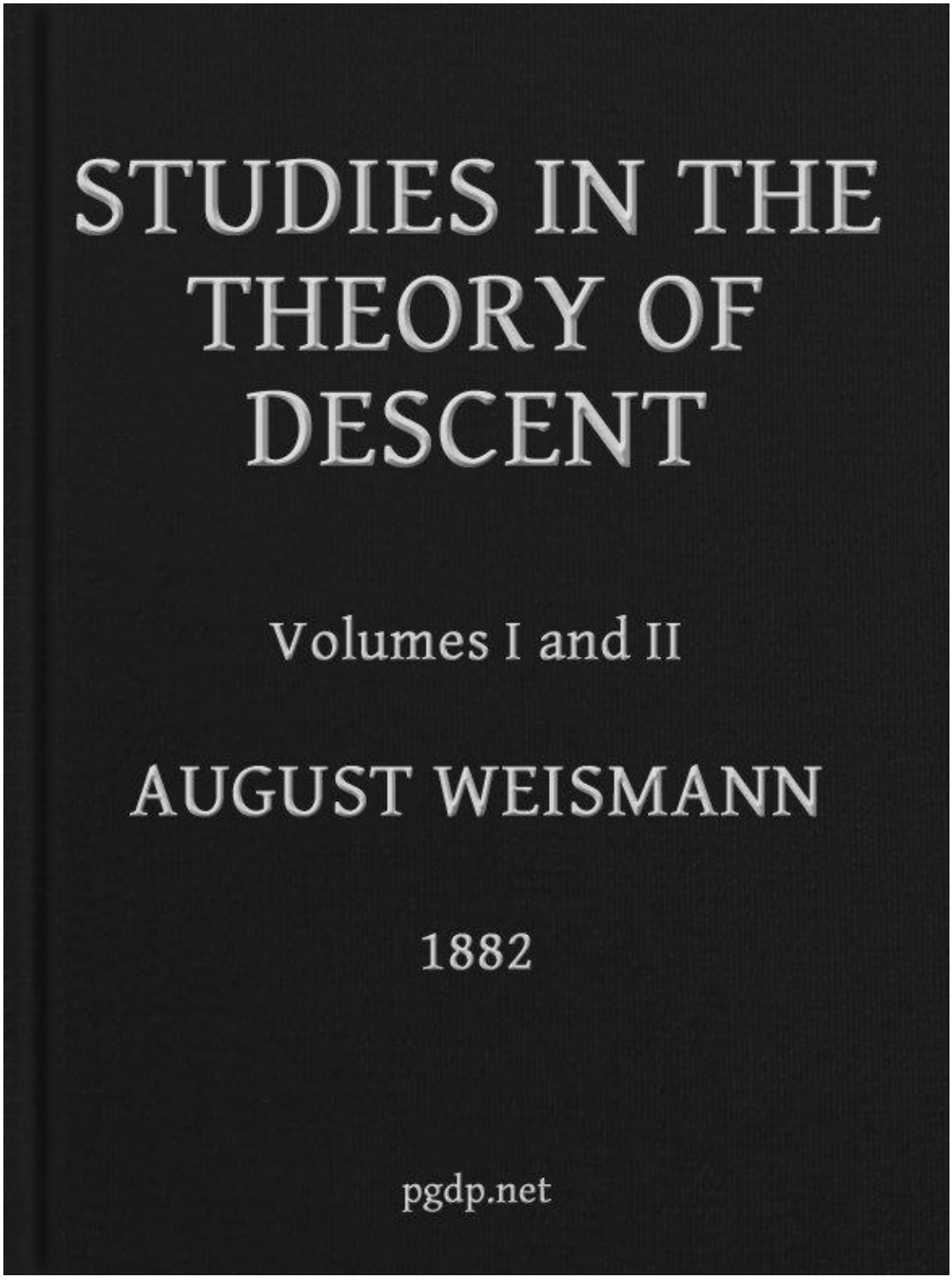
Исследования по теории происхождения видов (Тома 1 и 2)

Август Вейсман



Электронная книга проекта "Гутенберг" "Исследования по теории происхождения" (тома 1 и 2)

Эта электронная книга предназначена для использования любым человеком в любой точке Соединенных Штатов и большинства других частей мира бесплатно и практически без каких-либо ограничений. Вы можете скопировать его, раздать или повторно использовать в соответствии с условиями лицензии Project Gutenberg, прилагаемой к этой книге, или онлайн по адресу www.gutenberg.org. Если вы находитесь за пределами Соединенных Штатов, вам необходимо ознакомиться с законами страны, в которой вы находитесь, прежде чем использовать эту электронную книгу.

Название: Исследования по теории происхождения видов (Тома 1 и 2)

Автор: Август Вейсман

Автор введения и др.: Чарльз Дарвин

Переводчик: Рафаэль Мельдола

Дата выхода: 2 января 2015 г. [Электронная книга № 47849]
Последнее обновление: 24 октября 2024 г.

Язык: Английский

Титры: Продюсерами выступили Мэрилинда Фрейзер-Канлифф, Чарли Ховард и команда онлайн-редакторов, распространяющих корректуру на http://www.pgdp.net (Этот файл был создан из изображений, щедро предоставленных интернет-архивом)

*** НАЧАЛО ПРОЕКТА "ЭЛЕКТРОННАЯ КНИГА ГУТЕНБЕРГА" ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ТЕОРИИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ВИДОВ (ТОМА 1 И 2) ***

Примечания переписчика

Обложка создана переписчиком и размещена в общественном достоянии.

Четвертое издание этой работы первоначально было опубликовано в двух томах; они были объединены в этой электронной книге. Содержание тома II, включая его титульный лист, начинается со страницы400.

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ТЕОРИИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ВИДОВ

ЛОНДОН:
ИЗДАТЕЛЬСТВО "ГИЛБЕРТ И РИВИНГТОН, ЛИМИТЕД",
ПЛОЩАДЬ СВЯТОГО ИОАННА,

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ТЕОРИИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ВИДОВ

АВТОР : ДОКТОР АВГУСТ ВАЙСМАНН ,
ПРОФЕССОР ФРАЙБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

С ПРИМЕЧАНИЯМИ И ДОПОЛНЕНИЯМИ АВТОРА

ПЕРЕВЕДЕНО И ОТРЕДАКТИРОВАНО С ПРИМЕЧАНИЯМИ РАФАЭЛЕМ МЕЛДОЛОЙ, Ф.К.С.
ПОКОЙНЫМ ВИЦЕ-ПРЕЗИДЕНТОМ ЛОНДОНСКОГО ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

СО ВСТУПИТЕЛЬНЫМ СЛОВОМ ЧАРЛЬЗА Дарвина, доктора права, Ф. Р.С.
Автора книги “Происхождение видов” и др.

В ДВУХ ТОМАХ
ТОМ I.

С ВОСЕМЬЮ ЦВЕТНЫМИ ПЛАСТИНКАМИ

Лондон:
СЭМПСОН ЛОУ, МАРСТОН, СИРЛ И РИВИНГТОН,
ЗДАНИЯ CROWN BUILDINGS, 188, ФЛИТ-СТРИТ,
1882
[*Все права защищены.*]

ВСТУПИТЕЛЬНОЕ ЗАМЕЧАНИЕ.

Настоящая работа профессора Вейсмана, хорошо известного своими глубокими эмбриологическими исследованиями двукрылых, покажется, я полагаю, каждому натуралисту чрезвычайно интересной и заслуживающей тщательного изучения. Всякий, кто смотрит на продольные и косые полосы, часто разнообразных и ярких цветов, на гусеницах сфинксовых мотыльков, естественно, был бы склонен усомниться в том, могут ли они быть хоть сколько-нибудь полезны насекомому; в старину их назвали бы причудами природы. Но настоящая книга показывает, что в большинстве случаев окраска вряд ли может не иметь большого значения в качестве средства защиты. Это действительно было доказано экспериментально в одном из самых любопытных описанных случаев, когда на утолщенном переднем конце гусеницы имеются два больших глазка, или пятна, похожие на глаза, которые придают существу настолько устрашающий вид, что птицы распугиваются. Но простое объяснение окраски этих гусениц - лишь очень малая часть достоинств этой работы. Это главным образом заключается в свете, проливаемом на законы вариации и наследования приведенными и обсуждаемыми фактами. Существует также ценная дискуссия о классификации, основанной на признаках, проявляемых в разном возрасте животными, принадлежащими к одной и той же группе. Несколько выдающихся натуралистов с большой уверенностью утверждают, что органические существа имеют тенденцию изменяться и увеличиваться в размерах независимо от условий, которым подвергались они и их прародители; в то время как другие утверждают, что все

изменения обусловлены таким воздействием, хотя способ, которым действует окружающая среда, пока еще совершенно неизвестен. В настоящее время в биологии едва ли найдется более важный вопрос, чем этот, о природе и причинах изменчивости, и читатель найдет в настоящей работе умелое обсуждение всего предмета, которое, вероятно, заставит его сделать паузу, прежде чем признать существование врожденной склонности к совершенствованию. Наконец, всякий, кто сравнит обсуждения в этом томе с опубликованными двадцать лет назад по любой отрасли естественной истории, увидит, насколько широкое и богатое поле для изучения открылось благодаря принципу Эволюции; и такие области, без света, пролитого на них этим принципом, надолго или навсегда остались бы бесплодными.

Чарльз Дарвин.

ПРЕДИСЛОВИЕ ПЕРЕВОДЧИКА.

Предлагая английским читателям этот перевод хорошо известных “Исследований по теории происхождения” профессора Вейсмана, основная часть которых посвящена энтомологическим дисциплинам, я руководствовался желанием передать в руки английских натуралистов один из наиболее полных недавних вкладов в теорию эволюции применительно к выяснению определенных интересных групп фактов, представленных миром насекомых. Хотя многие, если не большинство, работающие натуралисты уже знакомы с результатами исследований доктора Вейсмана, краткие описания которых время от времени появлялись в английских и американских научных журналах, я, тем не менее, полагаю, что изучение всей работы, позволяющее читателю внимательно следить за подробными рассуждениями и методами эксперимента, использованными автором, окажется весьма ценным для тех биологов, которые не смогли проследить за несколько сложной фразеологией оригинала. В мои намерения не входит, и мне не подобало бы обсуждать здесь достоинства результатов, полученных в результате тщательных и кропотливых исследований, которыми доктор Вайсман занимался в течение многих лет. Я могу, однако, указать, что до появления настоящей работы автор, в дополнение к своим хорошо известным работам по эмбриологии и развитию насекомых, опубликовал два ценных вклада в теорию происхождения, а именно. one entitled “Über die Berechtigung der Darwin’schen Theorie” (1868), and another “Über den Einfluss der Isolirung auf die Artbildung” (1872). Эти работы, которые, возможно, не так хорошо известны в нашей стране, как хотелось бы, могли бы быть с пользой изучены в связи с настоящим томом, где на них часто ссылаются.

Поскольку каждый новый вклад в науку является новой отправной точкой для будущей работы, я могу рискнуть без какого-либо серьезного нарушения приличий кратко остановиться на одном или двух основных моментах, которые, как мне кажется, были предложены проф. Расследования Вайсмана.

Хотя причины ледниковых эпох - тема, которая много занимала внимания геологов и физиологов, этот вопрос настолько сложен, что его пока нельзя считать окончательно решенным. Но помимо вопроса о причинах, наиболее подробное обсуждение которого дано

автором “Жизни на островах”, нет ни малейшего сомнения в том, что в не очень отдаленный геологический период произошла такая эпоха, которая, хотя и прерывалась, была значительной по продолжительности. Последним великим геологическим событием, которое пережил наш земной шар, был фактически этот ледниковый период, и чистый натуралист до сих пор, по моему мнению, не придавал достаточного значения *прямому* модифицирующему воздействию этого длительного периода холода. Едва ли возможно, чтобы такое масштабное климатическое изменение, подобное тому, которое произошло в конце плиоценового периода, не оказало постоянного воздействия на нашу нынешнюю фауну и флору, все виды которых сохранились после ледникового периода. Великий принцип естественного отбора подводит нас к пониманию того, как доледниковые формы могли адаптироваться к новым климатическим условиям (которые наступали постепенно) путем ”выживания наиболее приспособленных“ или ”косвенного уравновешивания". Влияние последней ледниковой эпохи как фактора, определяющего современное географическое распределение животных и растений, уже подробно рассматривалось многими авторами с тех пор, как широкие пути были проложены Дарвином, Лайеллом и Уоллесом. Последний названный автор действительно совсем недавно наиболее исчерпывающе обсуждал эту ветвь темы в своей вышеупомянутой работе о “Жизни на острове". Ссылка определенной группы явлений — сезонного диморфизма бабочек — на прямое действие ледникового периода и последующее влияние улучшения климата, была, однако, первым шагом, предпринятым в этой заброшенной области автором настоящей работы в 1875 году. Возможно, и даже вероятно, что будущие исследования покажут, что другие признаки у существующих видов могут быть обусловлены теми же причинами.

Великие обобщения эмбриологии, которыми наука в значительной степени обязана исследованиям Карла Эрнста фон Бэра, имеют к теории нисхождения те же отношения, что законы Кеплера к теории тяготения. Эти последние названные законы представляют собой не что иное, как обобщенные утверждения о движении планет, которые были лишены смысла до провозглашения теории тяготения. Точно так же обобщенные факты эмбриологии не имеют смысла, кроме как в свете теории происхождения. В настоящее время в биологии стало общепризнанным принципом, что животные в ходе своего развития из яйцеклетки более или менее полностью повторяют фазы, через которые прошли их предки. Практическое применение этого принципа для определения линии происхождения любого вида или группы видов сопряжено с трудностями, но в последние годы предпринимались попытки — например, Геккеля в его теории*гаструлы* — подтолкнуть закон к его законным последствиям. В этой стране сэр Джон Лаббок в 1874 году обратился к эмбриональным признакам личинок в поддержку своих взглядов на происхождение насекомых. Автору этой работы (1876) принадлежит первое применение принципа онтогенеза как раскрывающего происхождение отметин гусениц. Таким образом, открыт ценнейший метод исследования, и энтомологам не придется долго им пользоваться. Наши знания о предмете личиночного развития чешуекрылых все еще крайне несовершенны, и пока нельзя предвидеть, до какой степени существующие представления о классификации в этом широко изученном отряде могут быть изменены, когда тщательное изучение сравнительного онтогенеза личиночных признаков, разработанное настолько полно, насколько это возможно для каждого семейства, позволило составить истинную генеалогическую систему. В какой степени такая личиночная генеалогия совпадала бы с нашей нынешней классификацией, сейчас определить невозможно, но тот, кто подойдет к этому плодотворному направлению исследований в истинном духе исследователя, получит много наставлений от профессора. Замечания Вейсмана о “Филетическом параллелизме у

метаморфных видов". Сходство более крупных групп чешуекрылых, скорее всего, было бы установлено раз и навсегда, если бы систематики уделяли больше времени наблюдениям в этой области, а также координации и обработке многочисленных данных, разбросанных по огромному количеству энтомологических публикаций.

Доктрина развития никоим образом не подразумевает, как это иногда утверждается, непрерывного *продвижения* организации. Хотя масштабы органической природы в целом продолжают расти, иногда могут возникать случаи, когда *более низкий уровень* организации лучше приспособлен к определенным условиям жизни. Этот принцип "вырождения" был признан Дарвином еще в первом издании "Происхождения видов"; вскоре было признано, что он применим к феномену паразитизма, и впервые определенно был сформулирован доктором Антоном Дором в 1875 году. В лекции, прочитанной перед Британской ассоциацией в Шеффилде в 1879 году, профессор Э. Рэй Ланкестер приписал "дегенерации" отчетливую и четко определенную функцию в теории происхождения. Объяснение трансформации аксолотля доктором Вейсманом, данное в четвертом эссе этой работы, можно рассматривать как особый вклад в эту фазу дарвинизма. Опровергая идею, которой придерживаются некоторые натуралисты, что такие случаи являются аргументами против происхождения видов путем накопления мельчайших вариаций и доказывают возможность развития*per saltum*, выдвинутая здесь теория (что *Сиредон* в прежний период существовал на более высокой стадии развития в виде *амблистомы*и что наблюдаемые случаи метаморфоза являются всего лишь возвратом к этой утраченной высшей стадии) наводит на вопрос, не может ли все еще существовать много других выродившихся форм, о которых натуралисты и не подозревали.

Многие противники эволюции время от времени осуждали эту доктрину как ведущую к "чистому материализму", осуждение, которое может показаться несколько тревожным непосвященным, но которое, возможно, не чревато какими-либо серьезными последствиями для тех, кто следил за ходом философских размышлений в течение последних нескольких лет. Однако тем , кто нападает на доктрину на этом основании , не мешало бы рассмотреть проф. Взгляды Вейсмана изложены в последнем эссе этого тома, прежде чем поспешно предположить, что столь страшный "материализм" несовместим с любой другой концепцией Природы.

Небольшое количество свободного времени, которое я смог посвятить переводу этого тома, значительно задержало его завершение сверх ожидаемого срока, и именно с целью устранения этой трудности я отошел от первоначальной формы немецкого издания и выпускал его по частям. Из-за чрезвычайно идиоматичного характера немецкого текста я на протяжении всего текста стремился сохранить только авторский смысл, независимо от буквального перевода или построения оригинала. Однако в некоторых случаях я намеренно использовал буквальные переводы определенных технических выражений, которые, как мне кажется, было бы полезно ввести в наш биологический словарь. Для настоящего издания автор внес в первоначальный текст некоторые изменения и добавил много новых примечаний. Ответственность за те, которые носят мои инициалы, несу я один.

В заключение мне доставляет большое удовольствие выразить свою благодарность доктору Вайсманну не только за охотно предоставленное разрешение опубликовать английский перевод его работы, но и за большую ценную помощь при выполнении задания. Автор был достаточно любезен, чтобы проследить за рисованием табличек для этого издания, и он также прочитал большую часть рукописи. От мистера Дарвина я также получил много любезной

поддержки, и среди энтомологов я особенно обязан мистеру У. Х. Эдвардсу из Западной Вирджинии за его ценные дополнения к первой части. Моим друзьям мистеру А. Г. Батлеру, мистеру Роланду Тримэну и мистеру Ф. Муру я выражаю признательность за большую полезную информацию о гусеницах экзотических *сфингид*, которую я включил в примечания и приложения, а мистер У. С. Симпсон время от времени давал мне советы при переводе некоторых наиболее сложных отрывков.

Р. М.

Лондон, ноябрь 1881г.

ПРЕДИСЛОВИЕ К АНГЛИЙСКОМУ ИЗДАНИЮ.

С появлением в 1858 году работы Чарльза Дарвина “О происхождении видов” началась новая эра в биологии. Устав от философских спекуляций, которые в начале нынешнего столетия поначалу принимались умеренно, но впоследствии были доведены до крайности, биологи полностью отбросили все общие вопросы и ограничились специальными исследованиями. Рассмотрение даже общих вопросов совершенно вышло из употребления, а изучение простых деталей привело к состоянию интеллектуальной близорукости, когда интерес проявлялся только к тому, что находилось непосредственно в поле зрения. Таким образом, было накоплено огромное количество подробных фактов, но ими невозможно было овладеть; отсутствовали интеллектуальные узы, которые должны были бы связать их воедино.

Но все это изменилось за короткое время. Сначала только отдельные и в основном молодые натуралисты согласились с новой теорией развития, провозглашенной Дарвином, но вскоре распространилось убеждение, что это единственная научно обоснованная гипотеза происхождения органического мира.

Материалы, накопленные во всех областях биологии, теперь впервые приобрели более глубокий смысл и значимость; неожиданные взаимосвязи проявились как бы спонтанно, и то, что раньше казалось неразрешимыми загадками, теперь стало ясным и постижимым. С тех пор, каким обширным изменениям подвергся предмет эмбриологии животных; каким наполненным значением кажутся младшие стадии развития, как важны личинки; какое значение имеют рудиментарные органы; какой отдел биологии в той или иной мере не подвергся модифицирующему влиянию новых идей!

Но доктрина развития не только позволила нам понять уже существующие факты; в то же время она дала толчок к приобретению непредвиденных новых. Если в наши дни мы оглянемся назад, на развитие биологических наук за последние двадцать лет, мы должны быть поражены как огромным количеством новых фактов, выявленных теорией развития, так и огромной серией специальных исследований, вызванных этой доктриной.

Но в то время как теория развития для подавляющего большинства этих исследований служила светом, который все больше и больше освещал тьму невежества, в то же время появились

некоторые другие исследования, в которых само это учение стало объектом исследования и которые были предприняты с целью установить его более надежно.

К этому последнему классу работ относятся “Исследования” в настоящем томе.

Возможно, кто-то возразит, что теория происхождения уже была в достаточной степени обоснована Дарвином и Уоллесом. Это правда, что их недавно открытый принцип отбора имеет величайшее значение, поскольку он разрешает загадку о том, как то, что полезно, может возникнуть чисто механическим путем. Также нельзя подвергать сомнению преобразующее влияние прямого действия, утверждаемоеЛамарком, хотя его масштабы пока нельзя оценить с какой-либо определенностью. Следует также признать *вторичные* модификации, которые Дарвин рассматривает как следствие изменения в каком-либо другом органе. Но действительно ли эти три фактора способны объяснить полное превращение одного вида в другой? Могут ли они трансформировать нечто большее, чем просто отдельные признаки или группы признаков? Можем ли мы рассматривать их как единственные причины закономерных явлений развития рас животных и растений? Не существует ли, возможно, неизвестной силы, лежащей в основе этих бесчисленных серий развития как истинной двигательной силы — “силы развития”, побуждающей виды изменяться в определенных направлениях и, таким образом, вызывающей к существованию основные типы и подтипы животного и растительного царств?

В то время, когда эти "Исследования” впервые появились (1875 г.), им предшествовала целая серия попыток внедрить в науку такую неизвестную силу. Ботаники Негели и Аскенази назвали его “принципом совершенствования” или “фиксированным направлением вариации”; Колликер - “законом творения”; философы фон Гартман и Губер - “законом органического развития”, а также “универсальным принципом органической природы”.

Таким образом, было не совсем лишним проверить возможности известных факторов трансформации. Здесь перед нами стоял вопрос высочайшей важности — вопрос, который глубоко проник во все наши общие представления не только об органическом мире, но и о Вселенной в целом.

Этот вопрос — существует ли особая "сила развития”?— очевидно, что это не может быть решено простым умозрением; необходимо также попытаться подойти к нему с помощью индуктивного метода.

Пять эссе в этом томе представляют собой попытки подойти с разных сторон несколько ближе к решению указанной проблемы.

Первое эссе о “Сезонном диморфизме бабочек”, безусловно, но косвенно связано с этим вопросом; в нем предпринята попытка обнаружить причины этого замечательного диморфизма и тем самым одновременно указать степень действия одного из трансформирующих факторов применительно к определенному случаю. Эксперименты, на которых я основываю свои взгляды, не так многочисленны, как я мог бы пожелать, и если бы я был сейчас в состоянии повторить их, они были бы проведены более точно, чем это было возможно в то время, когда сначала нужно было установить экспериментальную базу. Несмотря на это, выводы, к которым меня привели, кажутся в целом правильными. Этот замечательный и наиболее добросовестный наблюдатель североамериканских бабочек, мистер У. Х. Эдвардс, в течение многих лет экспериментировал с американскими видами способом, подобным тому, который я использовал для европейских видов, и его результаты, которые опубликованы здесь в

Приложении II. что касается первого эссе, то, насколько я могу видеть, оно не содержит ничего такого, что не соответствовало бы моим взглядам. Однако возникает много новых вопросов, и было бы неплохо, если бы какой-нибудь энтомолог углубился в эти исследования.

Второе эссе напрямую затрагивает основную проблему, указанную выше. В нем говорится о “Происхождении отметин гусениц” и, в некоторой степени, проводится проверка правильности и возможностей принципов Дарвина; в нем делается попытка проследить различия в форме у определенной, хотя и небольшой группы, полностью исходя из известных факторов.

Почему маркировка гусениц была выбрана именно для этой цели, станет ясно по двум причинам.

Действие Естественного отбора, в силу природы этого фактора, может быть оказано только на те признаки, которые имеют биологическое значение. Поскольку необходимо было проверить, не скрывается ли в организме, помимо Естественного отбора и прямого действия внешних условий, вместе с соответствующими результатами этих двух факторов, какая-либо другая неизвестная преобразующая способность, было желательно отобрать для исследования группу форм, которые, если не полностью исключают, то, тем не менее, по-видимому, ограничивают действие одного из двух известных факторов трансформации, Естественного отбора; группу форм, состоящих в основном из так называемых “чисто морфологических” признаков, а не из тех, полезность которых была очевидна и происхождение которых посредством естественного отбора было обусловлено как возможный *ab initio*. Теперь, хотя можно легко увидеть, что*окраска* имеет значение для жизни ее обладателей, это не относится к совершенно независимым *отметинам* гусениц; за исключением, возможно, тех случайных форм маркировки, которые рассматривались как особые случаи защитного сходства. Отметины гусениц в целом следует рассматривать как “чисто морфологические” признаки, *т.е.* Как признаки, которые, как мы знаем, не имеют какого-либо значения для жизни вида и которые, следовательно, не могут быть отнесены к Естественному отбору. Наиболее правдоподобным объяснением этих отметин могло бы быть то, что их следовало рассматривать как украшения, но такая точка зрения исключает возможность отнесения их либо к естественному отбору, либо к влиянию прямых изменений в окружающей среде.

Отметины гусениц давали также другое преимущество, которое нельзя оценить легкомысленно; они с самого начала исключали любые попытки объяснения с помощью полового отбора. Хотя я твердо убежден в активности и огромной важности этого последнего процесса отбора, его последствия не могут быть оценены в каком-либо конкретном случае, и происхождение цикла форм никогда не могло бы быть четко прослежено до его различных факторов, если бы приходилось также принимать во внимание половой отбор. Таким образом, мы можем справедливо предположить, что многие особенности окраски бабочек обязаны своим происхождением половому отбору, но мы, по крайней мере в настоящее время, совершенно не знаем, сколько и какие из этих признаков могут быть отнесены к этому фактору.

Исследование, подобное тому, которое было проведено в этом втором очерке, было бы непрактичным в случае бабочек, а также в аналогичном случае окраски и маркировки птиц, потому что всегда было бы сомнительно, не следует ли отнести признак, который, по-видимому, не связан ни с одним из других трансформирующих факторов, к половому отбору. Было бы невозможно ни исключить, ни вывести неизвестную силу развития, поскольку нам пришлось бы иметь дело с двумя неизвестными, которые никоим образом нельзя было бы разделить.

Мы избегаем этой дилеммы с помощью маркировки гусениц, потому что последние не размножаются в таком состоянии. Если явления здесь не полностью относятся к Естественному отбору и прямому действию окружающей среды — если остается необъяснимый осадок, это относится не к половому отбору, а к какой-то пока неизвестной силе.

Но не только в этом отношении гусеницы обладают особыми преимуществами. Если попытаться проследить за изменениями формы под действием окружающей среды, то в первую очередь необходимо точное знание этой среды,*m.e.* Точное знакомство с условиями жизни, под влиянием которых существуют соответствующие виды. Что касается гусениц, то наши знания об условиях их жизни, безусловно, далеко не так полны, как можно было бы предположить, если учесть, что сотни чешуекрылых постоянно разводили их и наблюдали за ними в течение самого длительного периода. Возможно, было замечено многое, но это не было сочтено достойным публикации; многое также было опубликовано, но настолько разрозненно и в то же время не заслуживало доверия, что потребовалась бы целая жизнь, чтобы просеять и собрать это. Всесторонняя биология гусениц, основанная на обширных данных, пока отсутствует, хотя такая работа была бы одновременно наиболее интересной и ценной. Тем не менее, мы знаем значительно больше о жизни гусениц, чем о каких-либо других личинках, и поскольку мы также знакомы с огромным количеством видов и можем сравнивать их жизнь и явления их развития, тема маркировки гусениц должна и с этой стороны представляться наиболее благоприятной для решения поставленной перед нами задачи.

К этому следует добавить в качестве последнего, хотя и не наименее ценного обстоятельства, что мы здесь сохранили для нас фрагмент истории вида в развитии индивида, так что мы, таким образом, имеем под рукой средство проследить за ходом, который на протяжении тысячелетий проходили признаки, которые следует проследить до их причин, — формы маркировки.

Если в отношении вопроса о точных условиях жизни гусениц я часто прибегал к моим собственным наблюдениям, то это потому, что я не нашел ни одной предыдущей работы, имеющей отношение к этому предмету. В целом было хорошо известно, что многие гусеницы в молодости отличались по маркировке и окраске от тех, какими они были в старости; в некоторых очень поразительных случаях краткие упоминания об этом факте можно найти в работах,1 в особенности, более старых авторов, и главным образом в работе превосходного наблюдателя Резеля фон Розенхофа, нюрнбергского натуралиста и художника-миниатюриста. Однако ни в одном отдельном случае имеющихся материалов недостаточно, когда мы должны делать выводы относительно филетического развития. Здесь мы отчетливо видим, насколько сомнительна ценность тех наблюдений, которые делаются, так сказать, наугад, *то есть* без какой-либо определенной цели. Многие из этих наблюдений могут быть как хорошими, так и правильными, но им часто не хватает именно того, что сделало бы их доступными для научных целей. Таким образом, все должно было быть установлено *de novo*, и по этой причине исследования были растянуты на значительное количество лет и должны были быть ограничены небольшой и как можно более четко очерченной группой — группой, которую было легко обследовать, а именно. это относится к бражникам или сфингам.

С момента появления немецкого издания этой работы было опубликовано много новых наблюдений, касающихся маркировки гусениц, таких, например, как наблюдения У. Х. Эдвардса и Фрица Мюллера. Я, однако, мало использовал их здесь, поскольку у меня не было намерения давать что-либо похожее на*полный* онтогенез отметин у всех гусениц: личиночные

отметины были для меня лишь средством достижения цели, и я хотел только свести воедино такое количество фактов, которое было необходимо для того, чтобы сделать определенные общие выводы. Действительно, было бы очень интересно распространить подобные наблюдения на другие группы чешуекрылых.

Третье эссе также, по аналогичным причинам, основано по существу на тех же материалах, а именно. чешуекрылые. В нем предпринята попытка подойти к общей проблеме — существует или не существует внутренняя преобразующая сила? — с совершенно иной и, я бы сказал, противоположной точки зрения. В ней анализируются взаимоотношения форм чешуекрылых на двух основных стадиях их развития,имаго и личинки, и путем изучения соответствующих форм была предпринята попытка выяснить природу причин, которые привели к этому.

Мне будет позволено сказать, что раскрытый здесь факт *отличного морфологического* происхождения при *том же генеалогическом* родстве представляется мне чрезвычайно важным. Соответствие выводов, вытекающих из этого, результатам первого расследования, по крайней мере, на мой взгляд, устранило последние сомнения относительно правильности последнего.

Четвертое и самое короткое эссе о “Трансформации аксолотля в амблистому” начинается в первую очередь с намерения показать, что случаи внезапной трансформации не являются доказательством *развития per saltum*. Когда это эссе впервые появилось, все еще широко распространялось мнение, что перед нами случай, доказывающий, что *развитие per saltum*. То, что это объяснение было ошибочным, сейчас общепризнано, но я полагаю, что те, кто полагает, что мы здесь имеем дело с каким-то совершенно обычным явлением, не требующим объяснения, сейчас слишком далеко заходят в другую крайность. Термин “личиночное размножение” является *выражением*, но не *объяснением*; поэтому мы должны попытаться найти истинную интерпретацию, но о том, правильна ли та, которую я дал, должны судить другие.

Эти четыре эссе подводят итог пятому, заключительному, “Механическому пониманию природы”. В то время как полученные результаты здесь суммируются, делается попытка оформить их в философскую концепцию природы и Вселенной. Многие подумают, что это следовало оставить на усмотрение профессиональных философов, и я охотно признаю, что предпринял эту попытку с некоторыми опасениями. Однако два соображения побудили меня высказать здесь свои собственные взгляды. Первое заключалось в том, что философы часто неправильно понимают факты науки или, во всяком случае, не оценивают их истинную ценность;2 второе соображение заключалось в том, что даже некоторые натуралисты и, конечно, очень многие ненатуралисты с недоверием отворачиваются от результатов науки, потому что они опасаются, что они безошибочно приведут к взгляду на Вселенную, который для них неприемлем, а именно. материалистический взгляд. В отношении первого я хотел показать, что взгляды на развитие органической природы, выдвинутые Дарвином и защищаемые в этой работе, безусловно, правильно обозначаются как *механические*; в отношении второго я хотел доказать, что такое механическое понимание органического мира и Природы в целом никоим образом не ведет просто к одному-единственному философскому пониманию Природы, а именно: к материализму, но что, напротив, он скорее допускает законное развитие совершенно иным способом.

Таким образом, в этих последних четырех эссе многое из того, что кажется разнородным, будет найдено в тесной взаимосвязи, а именно научные детали и общие философские идеи. Однако на самом деле они самым тесным образом связаны, и одно не может обойтись без другого. Как подробные исследования трех очерков находят свою наивысшую ценность в общих соображениях четвертого и действительно были возможны только при постоянном учете этой цели, так и общие выводы могли вырасти только из результатов специальных исследований, как из прочного фундамента. Если бы новые материалы, собранные здесь воедино, были уже известны, читатель, несомненно, был бы избавлен от необходимости вдаваться в подробности специального научного исследования. Но при таком положении дел было необходимо, чтобы факты были изучены и установлены вплоть до самых незначительных деталей. Особенно очевидно, что эссе “О происхождении отметин у гусениц” должно было начинаться с анализа и компиляции обширных морфологических материалов.

August Weismann.

Freiburg in Baden,
November, 1881.

Содержание.

Часть I.

О СЕЗОННОМ ДИМОРФИЗМЕ БАБОЧЕК.

I.

Происхождение и значение сезонного диморфизма, стр. 1.

Исторические предисловия, 1. Не встречается у других отрядов насекомых, 4. Начало экспериментальных исследований, 5. Враги чешуекрылых, 7. Первые эксперименты с *Araschnia Levana*, 10. Эксперименты с *Pieris Napi*, 13. Обсуждение результатов,17. Происхождение *Prorsa* от *Levana*, 19. Теоретические соображения, 23. Случай с *Папилио Аяксом*, 30. Эксперименты с *Пиерисом Напи варом*. *Бриония*, 39. Летние поколения сезонно-диморфных бабочек более изменчивы,42.

II.

Сезонный диморфизм и климатические вариации, стр. 45.

Различие между климатическими и местными разновидностями, 45. Случай с *Эвхлоэ Белией* и ее разновидностями, 47. Случай с *Polyommatus Phlæas*, 49. Дело *плебея Агестиса*, 50.

III.

Природа причин, порождающих климатические разновидности, стр. 52.

Сезонный диморфизм той же природы, что и климатические колебания, 52. Как климатические изменения влияют на окраску бабочки? 52. Причину этого следует искать в температуре, 54. Роль играет сам организм, 58. Аналогичный сезонный диморфизм у *Пьерины*, 60. Роль, которую играет половой отбор, 62.

IV.

Почему все полигональные виды не являются сезонно-диморфными, стр. 63.

Гомохронная наследственность, 63. Гусеницы, куколки и яйца летнего и зимнего поколений сезонно диморфных бабочек,64. Закон циклической наследственности, 65. Климатические изменения *Парарга-Эгерия*, 68. Непрерывная наследственность в отличие от чередующейся, 68. Возврат от диморфизма к мономорфизму, 70. Сезонно диморфные виды впадают в спячку в виде куколок, 71. Регрессивное нарушение зимних поколений, 72. Дело *плебея Аминты*, 75.

V.

О смене поколений, стр. 80.

Классификация явлений Геккеля,80. Предлагаемая модификация, 81. Вывод метагенеза из метаморфоза, 82. Первичный и вторичный метагенез, 84. Сезонный диморфизм, связанный с гетерогенезом, 86. Гетерогенез и адаптация,89. Различия между сезонным диморфизмом и другими случаями гетерогенеза, 89. Случай с *Leptodora Hyalina*, 93.

VI.

Общие выводы, стр. 100.

Виды, полученные в результате прямого воздействия окружающей среды, 100. Преобразующее влияние климата, 103. Происхождение изменчивости, 107. Влияние изоляции, 109. Циклически действующие причины изменений порождают циклически повторяющиеся изменения, 111. Особое телосложение - важный фактор,112. “Фиксированное направление изменения”, 114.

Приложение I., стр. 117.

Эксперименты с *Араскнией Леванной*, 117. Эксперименты с *Пьеринами*, 122.

Приложение II., стр. 126.

Эксперименты с *Папилио Аяксом*, 126. Дополнительные эксперименты с *Папаниколау. Ajax*, 131. Эксперименты с *Phyciodes Tharos*, 140: с *Grapta Interrogationis*, 149. Замечания по последнему, 152.

Объяснение табличек, стр. 159.

Часть II.

О КОНЕЧНЫХ ПРИЧИНАХ ТРАНСФОРМАЦИИ.

I.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ОТМЕТИН ГУСЕНИЦ.

Введение, стр. 161.

I.

Онтогенез и морфология сфинкса-Маркировки, стр. 177.

Род*Chærocampa*, 177; *C.Elpenor*, 177; *C.Porcelus*, 184. Результаты развития этих видов и сравнение с другими видами рода,188. Род *Deilephila*, 199; *D. Euphorbiae*, 201; *D.Nicæa*, 207; *D. Dahlii*, 208; *D. Vespertilio*, 209; *D. Galii*, 211; *D. Livornica*, 215; *D. Zygophylli*, 217; *Д. Гиппофаэс*, 218. Краткое изложение фактов и выводов из этого рода, 223. Род*Smerinthus*, 232; *S. Tiliae*, 233; *S. Populi*, 236; *S. Ocellatus*, 240. Результаты развития этих видов, 242. Род *Macroglossa*, 245; *M. Stellatarum*, 245; сравнение этого с другими видами, 253. Род *Pterogon*, 255; *P. ŒNotheræ*, 256; сравнение с другими видами, 256. Род *Sphinx*, 259; *S. Ligustri*, 259; сравнение с другими видами, 261. Род *Anceryx*, 264; *A. Pinastri*, 265; сравнение с другими видами, 268.

II.

Выводы из филогении, стр. 270.

Онтогенез гусениц - это сильно сокращенное, но слегка фальсифицированное повторение филогенеза, 270. Три закона развития, 274. Обратный перенос новых характеров на более молодые стадии является результатом врожденного закона роста, 278. Доказательство того, что новые персонажи всегда появляются в конце развития; красные пятна *S. Tiliaæ*, 282.

III.

Биологическая ценность маркировки в целом, стр.285.

Маркировка гусениц, наиболее благоприятная для исследования, 285. Являются ли отметины Сфинкса чисто морфологическими или они имеют биологическую ценность?287.

IV.

Биологическая ценность цвета, стр. 289.

Общая распространенность защитной окраски среди гусениц, 289. Полиморфная адаптивная окраска у *C. Elpenor*, *C. Porcelus*, *P. ŒNotheræ*, *D. Vespertilio*, *D. Galii*, *D. Livornica*, *D. Hippophaës*, 295. Первичная привычка к сокрытию; ее причины, 298. Полиморфизм здесь зависит не от одновременной, а от последовательной двойной адаптации; вытеснение старой новой адаптацией; доказательство в случаях*D. Hippophaës*, *D. Galii*, *D. Vespertilio*, *M. Stellatarum*, *C. Elpenor* и *S. Convolvuli*, 300.

V.

Биологическая ценность специальных маркировок, стр. 308.

Четыре основные формы маркировки у *сфингид*, 309. Полное отсутствие маркировки у мелких гусениц и у тех, кто живет в безвестности, 310. Продольные полосы у травяных гусениц, 312. Косая полосатость. Цветные края - это тени ребер листа, 317. Глазки и кольцевые пятна. Определение, 326: Глазные пятна изначально не являются признаками неприятности, 328; они являются средством тревоги, 329; эксперименты с птицами, 330; возможность более позднего изменения функции глазных пятен,334. Кольцевые пятна. Являются ли они признаками неприятности? Существуют ли съедобные гусеницы яркой окраски? 335; эксперименты с ящерицами, 336. У *D. Galii*, *D. Euphorbiae*, *D. Dahlii* и *D. Mauritanica* кольцевые пятна, вероятно, являются признаками неприятного вкуса, 341. В *Д. Никее* они, возможно, также являются средством возбуждения ужаса, 342. Первичное кольцевое пятно у *D. Hippophaës* является средством защиты, 344. Второстепенные отметины. Сеточка, 347. Спинные пятна *C. Elpenor* и *C.Porcelus*, 348. Боковые точки *S. Convolvuli*, 348. Возникновение второстепенных отметин путем смешивания унаследованных, но бесполезных отметин с новыми, 349.

VI.

Возражения против филетической жизненной силы, стр. 352.

Независимое возникновение кольцевых пятен у видов рода *Deilephila*, 352. Возможная генеалогия этого рода, 358. Независимое возникновение красных пятен у нескольких видов *смеринт*, 360. Функциональное изменение элементов маркировки, 365. Изменение цвета в ходе онтогенеза, 367.

VII.

Филетическое развитие отметин сфингид. Резюме и заключение, стр. 370.

Самые старые *сфингиды* были лишены маркировки, 370. Продольные полосы - старейшая форма маркировки,371. Косая полоса, 373. Точечная маркировка, 375. Первый и второй элементы маркировки являются взаимоисключающими, но не первый и третий, или второй и третьи, 377. Результаты относительно происхождения отметин; картина их происхождения и постепенного усложнения, 380. Общие результаты; отказ от филетической жизненной силы, 389.

II.

О ФИЛЕТИЧЕСКОМ ПАРАЛЛЕЛИЗМЕ У МЕТАМОРФНЫХ ВИДОВ.

Введение, стр. 390.

I.

Личинка и имаго различаются по строению независимо друг от друга, с. 401.

Диморфизм только одной стадии, 402. Независимая изменчивость стадий (гетерохронная изменчивость), 403. Постоянство и изменчивость не являются неотъемлемыми свойствами определенных форм маркировки,407. Гетерохронная изменчивость не объясняется предположением о филетической жизненной силе, 410. Большая изменчивость у куколок встречается редко. Большая изменчивость чаще встречается у гусениц, чем у воображаемых.

Причины этого явления, 412. Очевидная независимая изменчивость отдельных личиночных стадий. Волны изменчивости,416. *Saturnia Carpini* пример *вторичной* изменчивости, 419. Причины точной корреляции между личиночными стадиями и ее отсутствия между личинкой и имаго, 429.

II.

Совпадает ли форма личинки с формой имаго? с. 432.

Семейные группы, 432. Семейства часто полностью совпадают, 435. Исключение, предложенное *Нимфалидой*, 435. В переходных семействах личинки также имеют промежуточные формы, 441. Роды; почти полностью совпадают; роды нимфалидных могут быть основаны на строении личинок,444. То же самое могут делать и некоторые подроды, такие как *Vanessa*, 445. Несоответствие у *Птерогона*, 450. Вид; несоответствие очень распространено; *S. Ocellatus* и *Populi*, 451. Виды из *Deilephila* демонстрируют более близкое родство с формами, как предполагается, чем с личинками, 454. Система не только выражение морфологического родства, 455. Разновидности; несоответствие правилу; сезонный диморфизм; климатические разновидности; диморфизм гусениц; местные разновидности гусениц, 456. Результат расследования, 458. Причины несоответствия, 460. Филетическая жизненная сила не объясняет явления, 461. Эта сила избыточна, 464.

III.

Несоответствия у других отрядов насекомых, стр. 481.

Перепончатокрылые. У imagines есть только порядковые знаки, 481. Двойная неконгруэнтность: разная дистанция и разное группообразование, 483. Двукрылые, 488. Личинки образуют два типа в зависимости от различных способов жизни, 489. Сходство личинокоподобных двукрылых и перепончатокрылых зависит от конвергенции, 494. Эти данные снова дают веские аргументы против филетической жизненной силы, 496. Триба *Aphaniptera*, 498. Результаты, представленные the form-relationship of Diptera and Hymenoptera, 499. Разница между типичными и нетипичными частями переходного процесса, 501.

IV.

Резюме и заключение, стр. 502.

Первая форма неконгруэнтности, 503. Вторая форма неконгруэнтности, 506. Общий вывод относительно устранения филетической жизненной силы, 511. Параллелизм с трансформацией систем органов, 513.

Приложение I., стр. 520.

Дополнительные заметки об онтогенезе, филогении и т.д. Гусениц. Онтогенез*ночных* личинок, 520. Дополнительные описания личинок сфинксов, 521. Сохранение подплечной линии у глазчатых личинок, 529. Изменчивость фитофагов, 531. Половые изменения у личинок, 534.

Приложение II., стр. 536.

Акрея и бабочки *Маракуя* в виде личинок, куколок и воображений, 536.

Объяснение табличек, стр. 546.

Часть III.

О КОНЕЧНЫХ ПРИЧИНАХ ТРАНСФОРМАЦИИ
(*продолжение*).

III.

ПРЕВРАЩЕНИЕ МЕКСИКАНСКОГО АКСОЛОТЛЯ В АМБЛИСТОМУ.

Введение, стр.555.

Эксперименты, 558. Значимость фактов, 563. Аксолотль редко или никогда не претерпевает метаморфозов на своей родине,565. Североамериканские амблистомы, 570. Зависит ли исключительная трансформация от филетического развития вида? 571. Теоретическое обоснование дела, 574. Различия между аксолотлем и амблистомой, 575. Это не коррелирующие результаты подавления жабр, 578. Объяснение путем обращения,581. Случаи дегенерации до более низкой филетической стадии: половозрелые “личинки*тритона*” Филиппи, 583. Аналогичные наблюдения над *Тритоном* Джуллиеном и Шрайберсом, 591. Стерильность искусственно созданных амблистом свидетельствует против прежней важности трансформации, 594. Это не противоречит гипотезе реверсии, 596. Предпринята попытка объяснить бесплодие с этой точки зрения, 597. Причины, которые могли вызвать реверсию при гипотетических мексиканских амблистомах, 600. Соленость воды в сочетании с иссушением берегов ветрами,604. Следствия гипотезы реверсии, 609; Систематический, 609; дополнение к “фундаментальному биогенетическому закону”, 611; Общая важность реверсии, 612. *Постскриптум*; сухость воздуха - вероятная причина предполагаемого возвращения Амблистомы Аксолотлю, 613. *Дополнение*, 622.

IV.

О МЕХАНИЧЕСКОЙ КОНЦЕПЦИИ ПРИРОДЫ.

Введение, стр. 634.

Результаты трех предыдущих эссе: отрицание филетической жизненной силы, 634. Применение этих результатов к индуктивным выводам применительно к органическому миру в целом, 636. Предположение о такой силе противоречит фундаментальным законам естествознания,637. “Жизненная сила” старшего натурфилософа, 640. Почему от последнего отказались? Начало механической теории жизни,642.

I.

Являются ли принципы теории отбора механическими? стр. 645.

Опровержение взглядов фон Хартмана, 645. Изменчивость, 646. Предположение о неограниченной изменчивости не является постулатом теории отбора, 647. Признание фиксированной и направленной изменчивости не требует предположения о филетической

жизненной силе, 647. Наследственность, 657. Полезные модификации не происходят поодиночке, 657. Новые персонажи, появляющиеся поодиночке, также могут приобретать преобладание,659. Механическая теория наследственности пока отсутствует, 665. Геккеля “Перигенез пластидулы”, 667. Корреляция, 670. “Конкретный тип” зависит от физиологического равновесия частей организма, 671. Таким образом, теоретические принципы доктрины отбора являются механическими, 675. Важность физического строения организма в определении качества вариаций, 676. Вся индивидуальная изменчивость зависит от неодинаковых внешних воздействий, 677. Вывод об ограниченности вариации,682. Дедукция локальных форм, 686. Параллелизм между онтогенетической и филетической жизненной силой,687. Эти два понятия неразделимы, 690.

II.

Механизм и телеология, стр. 694.

Извлечение фон Бэра из теории отбора, 694. Обоснование своего утверждения, но невозможность взаимодействия метафизического принципа с механизмом Природы, 695. *За год* развития (гетерогенное поколение), 698. Слабость положительной основы этой гипотезы, 699. Последнее опровергается невозможностью взаимодействия “гетерогенного поколения” с естественным отбором, 702. Вмешательство метафизического принципа не может быть согласовано с постепенной трансформацией,705. Метафизический (телеологический) принцип может быть понят только как конечная основа механизма Природы, 709. Ценность этого знания для гармоничной концепции Вселенной, 711. Объяснение духовного посредством предположения о сознательной материи,714. Теория отбора не обязательно ведет к материализму, 716.

Указатель стр. 719.

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ТЕОРИИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ВИДОВ

Часть I.
О СЕЗОННОМ ДИМОРФИЗМЕ БАБОЧЕК.

I.
Происхождение и значение сезонного диморфизма.

Явления, которые здесь собираются подвергнуть более тщательному исследованию, были известны в течение длительного периода времени. Примерно в 1830 году было показано, что две формы бабочки (*Araschnia*), которые до того времени считались различными, несмотря на

их различную окраску и маркировку, на самом деле принадлежали к одному и тому же виду, причем две формы этого диморфного вида появлялись не одновременно, а в разные сезоны года, одна ранней весной, другая летом. К этому явлению термин “сезонный диморфизм” был впоследствии применен г-ном А. Р. Уоллесом, выражение неоднородного состава которого может вызвать ужас филолога, но, поскольку оно максимально краткое и доходчивое, я предлагаю сохранить его в настоящей работе.

Вид *Araschnia*, с помощью которого было сделано открытие сезонного диморфизма, ранее носил два специфических названия *A. Levana* и *A. Prorsa*. Последняя представляет собой летнюю, а первая - зимнюю форму, причем разница между ними для непосвященного настолько велика, что трудно поверить в их родство.*А. Левана* (рис. 1 и 2, фото I.) золотисто-коричневого цвета с черными пятнами и штрихами, в то время как *A. Prorsa* (рис. 5 и 6, фото I.) темно-черный с широкой белой прерывистой полосой поперек обоих крыльев. Несмотря на это различие, несомненным фактом является то, что обе формы являются всего лишь зимним и летним поколениями одного и того же вида. Я сам часто выводил сорт*Prorsa* из яиц *Леваны* и *наоборот*.

С момента обнаружения этого последнего факта было установлено значительное количество подобных случаев. Так, П. К. Зеллер3 показал экспериментами, проведенными в условиях изоляции, что две бабочки, принадлежащие к семейству "Синих", сильно различающиеся по окраске и маркировке и особенно по размеру, которые ранее были обозначены как *Plebeius* (*Lycæna*) *Polysperchon* и *P. Amyntas*, были просто зимним и летним поколениями одного и того же вида; и что превосходный чешуекрылый, доктор Штаудингер, доказал то же самое4 с видами, принадлежащими к семейству "Синих". семейство "Белых", *Euchloe Belia* Особенно. и *E. Ausonia* Hüb., которые встречаются в странах Средиземноморья.

Однако немногочисленны случаи, когда разница между зимней и летней формами вида настолько велика, что заставляет рассматривать их в систематических работах как отдельные виды. Я знаю только о пяти таких случаях. Меньшие различия, имеющие систематическое значение разновидностей, встречаются гораздо чаще. Так, например, было доказано, что сезонный диморфизм существует у многих самых обычных наших бабочек, принадлежащих к семейству "Белых", но разницу в их окраске и отметинах можно обнаружить только после некоторого внимания; в то время как у других видов, как, например, у самой обычной из наших маленьких "синичек", *Plebeius Alexis* (= *Icarus*, Rott.), разница настолько незначительна, что даже посвященный должен внимательно присмотреться, чтобы распознать ее. В самом деле, целые серии видов легко можно было бы сгруппировать так, чтобы показать переход от полного сходства обоих поколений через едвазаметные различия к дивергенции в пределах разновидностей и, наконец, к дивергенции видов.

Не так уж многочисленны и примеры меньших различий между двумя поколениями. Среди европейских суточных чешуекрылых я знаю около двенадцати случаев, хотя более пристальное наблюдение в этом направлении, возможно, приведет к дальнейшим открытиям.5 Сезонный диморфизм встречается также у мотыльков, хотя я не в состоянии сделать более точное утверждение по этому вопросу,6 поскольку мои собственные наблюдения относятся только к бабочкам.

То, что другие отряды насекомых не демонстрируют аналогичного явления, в основном зависит от того факта, что большинство из них производит только одно поколение в году; но среди остальных отрядов действительно происходят изменения формы, которые, хотя и нельзя

рассматривать как чисто сезонный диморфизм, вполне могли быть частично вызваны теми же причинами, что более полно докажет последующее исследование связи сезонного диморфизма со сменой поколений и гетерогенезом.

Итак, каковы же эти причины?

Несколько лет назад, когда я поделился с одним специалистом по чешуекрылым своим намерением исследовать происхождение этого загадочного диморфизма в надежде воспользоваться для моего исследования его обширным опытом, я получил полувопросительный ответ: “Но исследовать нечего: просто специфическая особенность этого насекомого проявляться в двух формах; эти две формы чередуются друг с другом в регулярной последовательности в соответствии с установленным законом Природы, и этим мы должны быть удовлетворены”. С его точки зрения, позиция была правильной; согласно старой доктрине о видах, не следовало задавать никаких вопросов относительно причин таких явлений в частности. Я бы, однако, не позволил себе впасть в уныние и предпринял серию исследований, результаты которых я здесь представляю читателю.

Первая гипотеза заключалась в том, что различия в имаго, возможно, носят вторичный характер и берут свое начало в различиях гусениц, особенно у тех видов, которые растут весной или осенью и питаются разными растениями, ассимилируя таким образом разные химические вещества, которые могут вызывать различное окрашивание крыльев идеального насекомого. Эта последняя гипотеза была легко опровергнута тем фактом, что наиболее ярко выраженный из диморфных видов, *A. Levana*, питался исключительно *крапивницей большой*. Гусеница этого вида, безусловно, демонстрирует четко выраженный диморфизм, но это не сезонный диморфизм: две формы не чередуются друг с другом, а появляются смешанными в каждом выводке.

Я неоднократно выращивал более редкую золотисто-коричневую разновидность гусеницы отдельно, но были выведены точно такие же формы бабочек, как и от черных гусениц, выведенных в то же время при схожих внешних условиях. Такой же эксперимент с аналогичным результатом был проведен в прошлом веке Резелем, знаменитым художником-миниатюристом и наблюдателем природы, автором хорошо известного “Развлечения с насекомыми” — произведения, используемого по сей день.

Далее возникает вопрос, не совпадают ли причины, вызывающие эти явления, с теми, которым мы приписываем смену зимнего и летнего покрова у столь многих млекопитающих и птиц, — не зависит ли изменение окраски и маркировки в этом, как и в других случаях, от*косвенного действия* внешних условий жизни, т.е. от адаптации посредством естественного отбора. Мы, безусловно, правы, приписывая белую окраску адаптации7— как в случае с куропаткой, которая белая зимой и серо-коричневая летом, причем оба цвета этого вида, очевидно, имеют важное значение.

Можно было бы предположить, что аналогичные явления происходят и у бабочек, с той разницей, что изменение окраски происходит не у одного и того же выводка, а попеременно у разных выводков.8 Природа различий, возникающих при сезонном диморфизме, однако, решительно исключает эту точку зрения; и, более того, среда обитания бабочек представляет такие сходные черты, независимо от того, появляются ли они весной или летом, что все

представления о том, что мы можем иметь дело с адаптационными окрасками, должны быть полностью отброшены.

Я уже в другом месте[9] пытался показать, что бабочки в целом не имеют защитной окраски во время полета по двойной причине: цвет фона, которому они подвергаются, постоянно меняется, и потому, что даже при наилучшей адаптации к фону трепещущие движения крыльев выдали бы их глазам врагов.[10] В то же время я попытался также доказать, что у дневных чешуекрылых нашего умеренного пояса мало врагов, которые преследуют их в полете, но что они подвергаются многочисленным нападениям в период покоя.

В подтверждение этого последнего утверждения я могу здесь привести пример. Летом 1869 года я поместил около семидесяти экземпляров *Araschnia Prorsa* в просторный ящик, обильно усыпанный цветами. Хотя насекомые чувствовали себя как дома и при очень хорошей погоде рассаживались вокруг цветов (одна пара спарилась, и самка отложила яйца), все же каждое утро я находил несколько мертвых и искалеченных. Это истребление продолжалось — многие полностью исчезли, и я не смог найти их останки — до конца девятого дня, когда все они, за одним исключением, были убиты своими ночными врагами — вероятно, пауками и *опилионидами*.

Дневные чешуекрылые в состоянии покоя особенно подвержены враждебным нападениям. В этом положении, как хорошо известно, их крылья сложены вертикально, и очевидно, что на нижней стороне проявляются адаптационные цвета, что наиболее отчетливо видно у многих наших аборигенных видов.[11]

Итак, различия в наиболее выраженных случаях сезонного диморфизма — например, у *Araschnia Levana* — гораздо менее заметны на *нижней* чем на *верхней* стороне крыла. Следовательно, объяснение с помощью адаптации несостоятельно; но я не буду здесь останавливаться, чтобы более полно опровергнуть эту точку зрения, поскольку полагаю, что смогу показать истинную причину этого явления.

Если сезонный диморфизм возникает не из-за *косвенного* влияния смены времен года, он может быть результатом *прямого* влияния меняющихся внешних условий жизни, которые, без сомнения, зимой отличаются от условий жизни выводка летом.

Есть два важных фактора, от которых можно ожидать такого влияния, — температура и продолжительность развития, то есть продолжительность периода куколки. Продолжительность личиночного периода не должна привлекать нашего внимания, поскольку у зимнего выводка она лишь ненамного короче - по крайней мере, так было у видов, использованных в экспериментах.

Исходя из этих двух точек зрения, я проводил эксперименты в течение ряда лет, чтобы выяснить, можно ли проследить двойственную форму рассматриваемого вида до прямого действия упомянутых влияний.

Первые эксперименты были проведены с *араскнией леванной*. Из яиц зимнего поколения, которые появились в виде бабочек в апреле, я вывел гусениц и сразу после окукливания поместил их в холодильник, температура воздуха в котором была 8°-10°R. Оказалось, однако, что развитие не могло быть таким образом задержано до какого-либо желаемого периода таким небольшим понижением температуры, поскольку, когда коробку вынули из холодильника через

тридцать четыре дня, все бабочки, числом около сорока, уже вышли, многие были мертвы, а другие еще жили. Эксперимент был настолько успешным, что вместо формы*Prorsa*, которую можно было ожидать при обычных обстоятельствах, большинство бабочек появились в виде так называемых *Porima* (рис. 3, 4, 7, 8 и 9, фото I.); то есть в форме, промежуточной между *Prorsa* и *Levana*, иногда встречающейся в природе, и обладающей более или менее признаками первой, но с примесью большей части желтого цвета *Levana*.

Здесь следует упомянуть, что аналогичные эксперименты были проведены в 1864 году Джорджем Дорфмайстером, но, к сожалению, я не получал этой информации12, пока мои собственные не были почти завершены. В ходе этих хорошо продуманных, но довольно сложных экспериментов автор приходит к выводу, “что температура, безусловно, влияет на окраску, а через нее и на маркировку будущей бабочки, и особенно во время окукливания”. Понизив температуру воздуха в течение части периода куколки, автору удалось получить единичные экземпляры *Porima*, но большинство бабочек сохранили форму *Prorsa*. Дорфмайстер использовал температуру немного выше, чем я использовал в своих первых экспериментах, а именно. 10°-11 ° R. и не оставляли куколки надолго открытыми, но через 5½-8 дней убрали их при более высокой температуре. Поэтому было очевидно, что он создавал переходные формы лишь в нескольких случаях и что ему никогда не удавалось добиться полного превращения летней формы в зимнюю.

В своих последующих экспериментах я всегда подвергал куколок воздействию температуры 0°-1° R. Их помещали непосредственно в холодильник и вынимали по истечении четырех недель. Я начал с идеи, что, возможно, к трансформации привела не столько пониженная температура, сколько задержка развития. Но первый эксперимент показал, что бабочки появляются на свет между 8 и 10 ° C. Следовательно, при этой температуре развитие не может быть замедлено.

Совершенно иной результат был получен в результате эксперимента, проведенного при более низкой температуре.13 Из двадцати бабочек пятнадцать превратились в *Porima*, и из них три оказались очень похожими на зимнюю форму (*Levana*), отличаясь только отсутствием узкой синей краевой линии, которая редко отсутствует у настоящей *Levana*. Пять бабочек не пострадали от холода и остались неизменными, превратившись в обычную летнюю форму (*Prorsa*). Таким образом, из этого эксперимента выяснилось, что большая часть бабочек, склонных к*Леване*, формируется при воздействии температуры 0°-1 ° R. в течение четырех недель, в то время как у нескольких экземпляров трансформация в эту форму была почти идеальной.

Разве не должно быть возможно усовершенствовать трансформацию, чтобы каждый индивидуум принял форму *Леваны*? Если принятие формы *Prorsa* или *Levana* зависит только от прямого влияния температуры или от продолжительности периода развития, то должна быть возможность заставить куколок принимать ту или иную форму по своему усмотрению путем создания необходимых внешних условий. С *Araschnia Prorsa этого никогда не удавалось сделать*. Как и в уже описанном эксперименте, и во всех последующих, отдельные экземпляры выглядели как неизмененная летняя форма, другие демонстрировали переходный вид, и лишь очень немногие изменились настолько полностью, что их можно было принять за чистую *левану*. У некоторых видов подсемейства *Pierinae*, однако, по крайней мере, в случае летнего выводка, напротив, произошла полная трансформация.

Большинство видов наших "Белых" (*Pierinae*) демонстрируют феномен сезонного диморфизма, при этом зимняя и летняя формы удивительно различны. У *Pieris Napi* (с этим видом я в основном экспериментировал) зимняя форма (рис. 10 и 11, фото I.) имеет россыпь темно-черных чешуек у основания крыльев с верхней стороны, в то время как кончики более серые и во всех случаях гораздо менее черные, чем у летней формы; на нижней стороне разница заключается главным образом в частой ширине и темном зеленовато-черном налете жилок на задних крыльях у зимней формы, в то время как у летней формы эти зеленовато-черные жилки присутствуют лишь слабо.

Я поместил многочисленные экземпляры летнего выводка сразу после их превращения в куколок в холодильник (0 °-1 ° C), где я оставил их на три месяца, перенеся в теплицу 11 сентября, и там (с 26 сентября по 3 октября) появилось шестьдесят бабочек, все без исключения — и большинство из них в необычайно сильной степени — носили признаки зимней формы. Я, по крайней мере, никогда не наблюдал в естественном состоянии такого ярко-желтого цвета на нижней стороне задних крыльев и таких глубоких черновато-зеленых прожилок, которые преобладали у этих экземпляров (см., например, фиг. 10 и 11). Температура в теплице (12 °-24 ° R.), однако, не привела к появлению всех куколок целиком; часть впала в спячку и следующей весной произвела на свет только бабочек зимней формы. Таким образом, мне удалось с помощью этого вида*Pieris*полностью преобразовать каждую особь летнего поколения в зимнюю форму.

Можно было ожидать, что тот же результат будет легче получить с *A. Levana*, и были проведены новые эксперименты, чтобы куколки могли оставаться в холодильнике целых два месяца с момента их трансформации (9-10 июля). Но полученный результат был таким же, как и ранее — пятьдесят семь бабочек появились в оранжерее14 с 19 сентября по 4 октября, почти все они очень близки к зимней форме, ни один экземпляр не имел внешнего вида совершенной *леваны*, в то время как три были чисто летней формы (*Prorsa*).

Таким образом, у *леваны* не удалось из-за охлаждения и задержки развития полностью сменить летнюю форму на зимнюю у всех экземпляров. Можно, конечно, возразить, что период охлаждения был слишком коротким и что вместо того, чтобы оставлять куколок в холодильнике на два месяца, им следовало оставаться там шесть месяцев, то есть примерно столько, сколько зимний выводок остается в естественных условиях в состоянии куколки. Следует признать силу этого последнего возражения, несмотря на невероятность того, что желаемый эффект был бы достигнут более длительным периодом похолодания, поскольку удвоение этого периода с четырех до восьми недель не привело к15 сколько-нибудь заметному увеличению силы трансформации. Мне не следовало бы упускать возможность повторить эксперимент в этой измененной форме, но, к сожалению, несмотря на все старания, я не смог собрать летом 1873 года достаточное количество гусениц. Но вызванное таким образом упущение имеет весьма незначительное значение с теоретической точки зрения.

Ибо давайте предположим, что опущенный эксперимент был проведен — что куколки летнего выводка задержались в своем развитии из-за холода до следующей весны, и что каждый экземпляр затем появился в совершенной зимней форме, Levana. Такой результат, взятый в связи с соответствующим экспериментом на *Pieris Napi*, оправдал бы заключение, что прямое действие определенного количества холода (или задержки развития) способно заставить всех куколок, из какого бы поколения они ни произошли, принять зимнюю форму вида. Из этого

неизбежно следовало бы обратное, а именно. что определенное количество тепла привело бы к образованию летней формы,*Prorsa*, поскольку несущественно, из какого выводка могли бы быть выведены куколки, подвергшиеся такому воздействию тепла. Но последний вывод был экспериментально доказан как неверный, и, таким образом, первый следует за ним, независимо от того, удался ли воображаемый эксперимент с*Прорсой* или нет.

Я неоднократно пытался с помощью применения тепла превратить зиму в летнюю форму, но всегда с одним и тем же отрицательным результатом.*Невозможно заставить зимний выводок принять форму летнего поколения*.

A. Levana может давать не только два, но и три выводка в год и, следовательно, может считаться *полигоневтичной*.16 Один зимний выводок чередуется с двумя летними, первый из которых появляется в июле, а второй - в августе. Последний дает четвертое поколение куколок, которые после зимней спячки появляются в апреле в виде первого выводка бабочек в виде *Levana*.

Я часто помещал куколок этого четвертого выводка в теплицу сразу после их трансформации, а в некоторых случаях даже на стадии гусениц, когда температура никогда не опускалась, даже ночью, ниже 12 ° C. Днем она часто повышалась до 24 ° R. Результат всегда был один и тот же: все или почти все куколки впадали в спячку и появлялись на следующий год в зимнем виде в виде совершенно чистой*леваны*, без каких-либо следов перехода в форму *Prorsa*. Только один раз среди них был *Порима*, случай, объяснение которому, я полагаю, будет найдено позже. С другой стороны, часто случалось, что несколько бабочек появлялись осенью, примерно через четырнадцать дней после окукливания; и это всегда были *Prorsa* (летняя форма), за исключением одного раза *Porima*.

Из этих экспериментов выяснилось, что сходные причины (тепло) по-разному влияют на разные поколения *A. Levana*. У обоих летних выводков высокая температура всегда вызывала появление *Prorsa*, эта форма редко появлялась у третьего выводка (и то только у нескольких особей), в то время как у большего числа сохранялась форма *Levana* без изменений. Мы можем указать в качестве причины такого поведения, что третий выводок больше не имеет тенденции к ускорению своего развития под действием тепла, но что при более продолжительной стадии куколки должна получиться форма *левана*. Однажды стадия куколки у этого выводка была значительно сокращена из-за продолжающегося воздействия высокой температуры, в результате чего период развития многих особей сократился с шести до трех месяцев. Однако предполагаемое объяснение, приведенное выше, на самом деле вообще не является никаким объяснением, а просто повторением фактов. По-прежнему остается открытым вопрос, почему, в частности, третий выводок не имеет тенденции к ускорению своего развития под действием тепла, как в случае с обоими предыдущими выводками?

Первый ответ, который можно дать на этот вопрос, состоит в том, что причина различных действий, производимых сходным фактором, может заключаться только в*конституции*, т.е. в *физической природе* рассматриваемых выводков, а не во внешних воздействиях, под действием которых они подвергаются воздействию. Итак, в чем разница в физической природе этих соответствующих выводков? Совершенно очевидно, как показали уже описанные эксперименты, что холод и тепло не могут быть *непосредственными* причинами появления куколки в форме *Prorsa* или *Levana*, поскольку последний выводок всегда дает начало форме *Levana*, независимо от того, воздействует ли на него холод или тепло. Первый и второй выводки можно заставить только частично принять, более или менее полностью, форму *леваны* путем

применения холода. Таким образом, у этих выводков низкая температура является *промежуточной* причиной превращения в форму *левана*.

Ниже приводится мое объяснение фактов. Форма *Levana* является исходным типом вида, а *Prorsa* - вторичной формой, возникающей в результате постепенного изменения летнего климата. Когда мы способны преобразовать многие экземпляры летнего выводка в зимнюю форму посредством холода, это может зависеть только от возврата к исходной, или предковой, форме, который, по-видимому, легче всего вызывается холодом, то есть теми же внешними воздействиями, которым первоначальная форма подвергалась в течение длительного периода времени и продолжение которых сохранило в зимних поколениях окраску и отметины первоначальной формы вплоть до настоящего времени.

Я считаю, что происхождение *Prorsa* от формы *Levana* произошло примерно следующим образом: — Несомненно, что в течение дилювиального периода в Европе была так называемая ‘ледниковая эпоха’, которая, возможно, распространила действительно полярный климат на нашу умеренную зону; или, возможно, преобладала меньшая степень холода с увеличением количества атмосферных осадков. Во всяком случае, лето тогда было коротким и сравнительно холодным, и существующие бабочки могли произвести только одно поколение в год; другими словами, они были *моногоневтическими*. В то время*А. Левана* существовал только в форме *Леваны*.17 Поскольку климат постепенно становился теплее, должно быть, наступил период, когда лето длилось достаточно долго для появления второго выводка. Куколки *Леваны*, которые до сих пор впадали в спячку в течение долгой зимы, чтобы следующим летом появиться в виде бабочек, теперь смогли подняться в воздух в виде бабочек в течение того же лета, в течение которого они оставляли свои яйца в виде личинок, и из яиц, отложенных последним выводком, появились личинки, которые выкормились и впали в спячку в виде куколок. Таким образом, установилось положение вещей, при котором первый выводок развивался в сильно отличающихсяклиматических условиях от второго. Столь значительная разница в цвете и маркировке между двумя формами, которую мы сейчас наблюдаем, не могла возникнуть внезапно, а должна была произойти постепенно. Из приведенных выше экспериментов очевидно, что форма*Prorsa* возникла не внезапно. Если бы это было так, это просто означало бы, что каждая особь этого вида обладала способностью принимать две различные формы в зависимости от того, действовало на нее тепло или холод, точно так же, как лакмусовая бумага становится красной в кислотах и синей в щелочах. Эксперименты показали, однако, что это не так, а скорее что последнее поколение имеет неискоренимую тенденцию принимать форму *Levana* и не восприимчиво к влиянию тепла, как бы долго оно ни продолжалось; в то время как оба летних поколения, напротив, демонстрируют решительную тенденцию принимать форму *Prorsa*, хотя их, конечно, можно заставить принять форму *Levana* в разной степени под длительным действием холода.

Вывод кажется мне неизбежным, что возникновение формы *Prorsa* было постепенным — что те изменения, которые возникли в химическом составе на стадии куколки и привели в конечном итоге к типу *Prorsa*, происходили очень постепенно, сначала, возможно, оставаясь полностью скрытыми на протяжении ряда поколений, затем появились очень незначительные изменения маркировки, и, наконец, по прошествии длительного периода времени был получен полный тип *Prorsa*. Мне кажется, что приведенные результаты экспериментов не только легко объясняются с точки зрения *постепенного* изменения климата, но и что эта точка зрения является единственно допустимой. Воздействие климата лучше всего сопоставимо с так называемым

кумулятивным действием определенных лекарств на организм человека; первая небольшая доза вызывает едва заметные изменения, но при частом повторении эффект становится кумулятивным, и происходит отравление.

Этот взгляд на действие климата вовсе не нов, поскольку большинство зоологов представляли его таким образом; новым является только формальное доказательство этого действия, и исследованные факты представляются мне особенно важными как обеспечивающие это доказательство. Я снова вернусь к этой точке зрения при рассмотрении климатических разновидностей, и тогда окажется, что и сама природа трансформации подтверждает медленное действие климата.

Таким образом, во время перехода от ледникового периода к современному климату *A. Levana* постепенно превратилась из моногоневтического вида в дигоневтический и в то же время постепенно стала более отчетливо выраженной диморфностью, причем этот признак возник только в результате изменения летнего выводка, при этом основная окраска и маркировка вида сохраняются неизменными у зимнего выводка. По мере того как лето становилось длиннее, можно было интерполировать третье поколение — вид становился полигоневтичным; и таким образом два летних поколения чередовались с одним зимним поколением.

Теперь мы должны выяснить, находятся ли факты в полном соответствии с этой теорией — никогда ли они с ней не расходятся — и все ли они могут быть объяснены с ее помощью. Я сразу же заявляю в преддверии, что это так в полной мере.

Во-первых, теория легко объясняет, почему летнее, но не зимнее поколение способно трансформироваться; последнее никак не может вернуться к форме*Prorsa*, потому что оно намного моложе. Когда, однако, случается, что из ста случаев встречается один, в котором куколка зимнего поколения, вынужденная теплом, претерпевает трансформацию до начала зимы и появляется в летней форме,18 это ни в малейшей степени не является необъяснимым. Это не может быть атавизмом, определяющим направление развития; но мы видим из такого случая, что изменения в первых двух поколениях уже вызвали определенное изменение в третьем, которое проявляется в единичных случаях при благоприятных условиях (влияние тепла) путем принятия*формы*чередования*; или, как это можно было бы выразить иначе,*переменная*наследственность (о которой мы будем говорить дальше), которая подразумевает способность принимать форму*Прорезывания, как правило, остается скрытой в зимнем поколении, но становится более выраженной. *непрерывный* у отдельных особей.

Верно, что у нас пока нет никакого представления о природе наследственности, и это сразу показывает несостоятельность предыдущего объяснения; но, тем не менее, мы знаем многие из ее внешних явлений. Мы знаем наверняка, что одно из них состоит в том, что особенности отца проявляются не в сыне, а во внуке или еще дальше, и что таким образом они могут передаваться в скрытой форме. Представим себе признак, передающийся таким образом, что он проявляется в первом, третьем и пятом поколениях, оставаясь скрытым в промежуточных поколениях; согласно предыдущему опыту, не было бы невероятным, чтобы эта особенность в исключительных случаях, то есть по неизвестной нам причине, проявлялась у отдельных особей второго или четвертого поколения. Но это полностью согласуется с теми случаями, когда “исключительные” особи зимнего выводка принимали форму *Prorsa*, с той лишь разницей, что здесь была очевидна причина (тепло), которая вызвала развитие скрытых признаков, хотя мы не в состоянии сказать, каким образом тепло вызывает это действие. Таким образом, эти

исключения из правила не являются возражением против теории. Напротив, они дают нам намек на то, что после того, как было произведено одно поколение *Prorsa*, постепенной интерполяции второго поколения *Prorsa* могло способствовать существование первого. Я не сомневаюсь, что даже в естественном состоянии одиночные особи *Prorsa* иногда появляются на свет в сентябре или октябре; и если бы наше лето продлилось всего на один или два месяца, это могло бы дать начало третьему летнему выводку (точно так же, как сейчас свершился факт второго), при таких обстоятельствах они не только появились бы, но и имели бы время для совокупления и откладывания яиц, личинки из которых успели бы вырасти.

Необходимо проводить четкое различие между первым установлением новой климатической формы и передачей последней вновь интерполированным поколениям. Первое всегда происходит очень медленно; второе может произойти за более короткое время.

Что касается продолжительности времени, необходимой для образования новой формы под влиянием климата или для передачи следующему поколению новой формы, уже сложившейся, то здесь возникают большие различия в зависимости от физической природы вида и индивидуума. Уже описанные эксперименты с *Prorsa* показывают, насколько разнообразны индивидуальные склонности в этом отношении. В опыте № 12 из семидесяти особей не удалось даже в одном единичном случае заменить форму *Levana Levana* form, even in one solitary case, or, in other words, to change alternating into continuous inheritance; whilst in the corresponding experiments of former years (Experiment 10, for example), out of an equal number of pupæ three emerged as *Prorsa*, and one as *Porima*, а одна - как. Мы могли бы быть склонны искать причину такого различного поведения во внешних воздействиях, но мы не должны таким образом приходить к объяснению фактов. Мы могли бы предположить, например, что многое зависело от конкретного периода стадии куколки, на котором начиналось действие повышенной температуры — будь то на первый, тридцатый или сотый день после окукливания, — и эта гипотеза верна постольку, поскольку в двух последних случаях тепло не может оказывать дальнейшего влияния, кроме некоторого ускорения появления бабочек, но не может превратить*Levana* в форму *Prorsa*. Я неоднократно подвергал большое количество *куколок леваны* третьего поколения воздействию температуры в квартире или даже еще более высокой (26°C) зимой, но никаких *проростков* получено не было.19

Но было бы ошибочно предполагать разницу в действии тепла в зависимости от того, началось ли оно на первый или третий день после трансформации; во время или до окукливания. Лучше всего это подтверждается Экспериментом № 12, в котором гусеницы четвертого поколения были помещены в теплицу за несколько дней до того, как они окуклились; тем не менее, ни одна бабочка не приняла форму *Prorsa*. Я также часто проводил обратный эксперимент и подвергал гусениц первого летнего выводка воздействию холода во время акта окукливания. Обычным следствием было отмирание гусениц, чему не стоит удивляться, поскольку чувствительность насекомых во время экдизации хорошо известна, а переход в состояние куколки сопровождается гораздо более глубокими изменениями.

Дорфмайстер подумал, что из своих экспериментов он мог бы сделать вывод, что температура оказывает наибольшее влияние в первую очередь во время акта окукливания, а затем сразу после этого периода. Однако его эксперименты проводились с таким небольшим количеством образцов, что вряд ли на них можно основать какой-либо надежный вывод; тем не менее, этот вывод может быть правильным, поскольку все зависит от того, с самого начала ли процессы

формирования куколки имели тенденцию к тому или иному направлению, конечным результатом чего является форма *Prorsa* или *Levana*. Если однажды возникнет тенденция в том или ином направлении, то температура может оказывать ускоряющее или замедляющее влияние, но эта тенденция не может быть изменена в дальнейшем.

Также возможно — более того, вероятно, — что может быть установлен период, в течение которого тепло или холод могли бы легче всего изменить первоначальное направление развития; и это следующая проблема, на которую следует обратить внимание, ответ на которую теперь, когда основные моменты определены, не должен быть очень сложным. Я часто подумывал о том, чтобы самому взяться за эксперименты, но отказывался от них, потому что мои материалы не казались мне достаточно обширными, а во всех подобных экспериментах ничего так не следует избегать, как разбазаривания экспериментальных материалов из-за слишком сложной формы задачи.

В первые дни стадии куколки действительно может быть период, наиболее благоприятный для воздействия температуры; из эксперимента № 12 явствует, что особи в разной степени склонны реагировать на такие воздействия и что склонность к отказу от обычного хода развития различна у разных особей. Никаким другим способом нельзя объяснить, что во всех экспериментах, проведенных с первым и вторым поколениями *Prorsa*, только *часть* куколок была вынуждена холодом принять направление развития *Levana*, и что даже из первых лишь несколько особей полностью вернулись, большинство оставалось промежуточным.

Если спросить, почему в соответствующих экспериментах с *Pieris Napi* полная реверсия всегда происходила без исключения, можно предположить, что у этого вида летняя форма существовала не так долго и что от нее, таким образом, было бы легче отказаться; или что разница между двумя поколениями не стала столь отчетливой, что дополнительно означает, что и здесь летняя форма имеет более позднее происхождение. Можно также, наконец, ответить, что тенденция к реверсии у разных видов может варьироваться так же сильно, как и у разных особей одного и того же вида. Но, в любом случае, установлен факт, что холод побуждает всех особей к полной реверсии, и что в этих экспериментах это не так сильно зависит от момента развития, когда применяется холод, но что различия индивидуального телосложения в гораздо большей степени являются причиной того, что холод приводит одних куколок к полной, а других - к частичной реверсии, в то время как на других это совершенно не влияет. В связи с этим особенно интересен американец *Папилио Аякс*.

Эта бабочка, которая чем-то похожа на европейскую*P. Podalirius*, встречается, где бы она ни встречалась, в трех разновидностях, обозначаемых как var. *Теламонид*, вар. *Уолши* и др. *Марцелл*. Выдающийся американский энтомолог У. Х. Эдвардс путем селекционных экспериментов доказал, что все три формы принадлежат к одному и тому же циклу развития, причем таким образом, что первые две появляются только весной и всегда появляются только из зимующих куколок, в то время как последняя форма, var.*Марцелл*, появляется только летом, и то в трех последовательных поколениях. Таким образом, возникает сезонный диморфизм, который сочетается с обычным диморфизмом, зимняя и летняя формы чередуются друг с другом; но первая проявляется сама в двух формах или разновидностях, vars.*Теламонид* и *Уолши*. Если пока мы пренебрегаем этим усложнением и рассматриваем эти две зимние формы как одну, то мы, таким образом, должны иметь четыре поколения, из которых первое обладает зимней формой, а три последующих, с другой стороны, имеют летнюю форму, var. *Марцелл*.

Особенность этого вида состоит в том, что во всех трех летних поколениях только часть куколок появляется через короткий период (четырнадцать дней), в то время как другая и гораздо меньшая часть остается в состоянии куколки в течение всего лета и последующей зимы, сначала появляясь следующей весной, а затем всегда в зимней форме. Так, Эдвардс утверждает, что из пятидесяти куколок второго поколения, которые окуклились в конце июня, сорок пять бабочек *Marcellus* появились через четырнадцать дней, в то время как пять куколок появились в апреле следующего года, а затем в виде *теламонид*.

Объяснение этих фактов легко дается вышеприведенной теорией. В соответствии с этим обе озимые формы следует рассматривать как первичные, а *марцеллусную* форму - как вторичную. Но это последнее еще не так прочно установлено, как *Prorsa*, у которой возврат летних поколений к форме *Levana* происходит только в результате особых внешних воздействий; в то время как в случае с *Ajax* в каждом поколении можно обнаружить несколько особей, тенденция которых к возврату все еще настолько сильна, что даже самая сильная летняя жара неспособна заставить их отклониться от первоначального унаследованного направления развития или ускорить их появление и заставить их принять форму *Marcellus*. Здесь, вне всякого сомнения, речь идет не о различных внешних воздействиях, а только о внутренних причинах, которые поддерживают старую наследственную тенденцию, поскольку все личинки и куколки многих различных выводков одновременно подвергались одним и тем же внешним воздействиям. Но в то же время очевидно, что эти факты не противоречат настоящей теории; напротив, они подтверждают ее, поскольку они легко объясняются на основе теории, но едва ли могут быть поняты иным образом.

Если спросить, какое значение придается размножению зимней формы, можно ответить, что вид уже был диморфным в то время, когда он появился только в одном годичном поколении. Тем не менее, против этого объяснения могут возразить, поскольку диморфизм такого рода в настоящее время неизвестен, хотя действительно, некоторые виды проявляют половой диморфизм,20 при котором один пол (как, например, у самки *Papilio Turnus*) проявляется в двух формах окраски, но не в диморфизме, как в данном случае, проявляемом обоими полами.21 Поэтому, возможно, можно предложить другое предложение.

У *A. Леваны* мы видели, что реверсия происходила в очень разной степени у разных индивидуумов, редко достигая истинной формы *Леваны* и обычно достигая только промежуточной формы, известной как *Порима*. Теперь, во всяком случае, было бы удивительно, если бы у *П. Аякса* реверсия всегда была полной, поскольку именно в этом случае тенденция к индивидуальной реверсии столь изменчива. По этой причине я мог бы предположить, что одна из двух зимних форм, а именно. вар. *Walshii*, является не чем иным, как неполной формой возврата, соответствующей *Пориме* в случае *A. Леваны*. Тогда *только теламониды* были бы оригинальной формой бабочки, и это соответствовало бы тому факту, что эта разновидность появляется весной позже, чем *Уолшии*. Эксперименты должны быть в состоянии решить этот вопрос.22 Куколки первых трех поколений, помещенные на лед, должны по большей части иметь форму *Telamonides*, у меньшей части *Walshii* и только у нескольких особей или, возможно, вообще не иметь особей, форму *Marcellus*. Это предсказание основано на представлении о том, что тенденция к возврату в целом велика; что даже при первом летнем поколении, которое дольше всего находилось в летнем климате, часть куколок без искусственных средств всегда появлялась как *Теламониды*, а другая часть - как *Марцеллы*. Последнее, возможно, теперь станет *Болезненным* от применения холода.

Можно было бы ожидать, что второе и третье поколения рецидивируют легче и в большем проценте, чем первое, потому что это последнее сначала приобрело новую форму*Marcellus*; но настоящие эксперименты не дают надежного заключения по этому вопросу. Таким образом, в первом летнем поколении впали в спячку только семь из шестидесяти семи куколок, и они дали *теламониды*; в то время как во втором поколении впали в спячку сорок из семидесяти шести, а в третьем поколении - двадцать девять из сорока двух куколок. Но чтобы сделать более надежные выводы, необходимо еще большее количество экспериментов. В соответствии с накопленным к настоящему времени опытом, возможно, кто-то все же был бы склонен предполагать, что при сезонном диморфизме внешние воздействия, действующие на особь, могут непосредственно заставить ее принять ту или иную форму. Я сам долгое время придерживался этой точки зрения, но, тем не менее, она несостоятельна. То, что холод не производит одного вида маркировки, а тепло - другого, следует из ранее упомянутых фактов, а именно. что у *Papilio Ajax* каждое поколение производит обе формы; и, далее, в случае с *A. Levana* я часто выращивал четвертое (впадающее в спячку) поколение полностью в теплой комнате, и все же я всегда получал зимнюю форму. Тем не менее, кто-то может быть склонен не возлагать на температуру *прямую* ответственность, а скорее на задержку или ускорение развития, вызванное действием температуры. Признаюсь, я долгое время верил, что в этом действии нашел истинную причину сезонного диморфизма. Как у *A. Levana*, так и у *P. Napi* разница между продолжительностью куколочного периода у зимних и летних форм очень велика, продолжаясь, как правило, у летнего поколения *A. Levana*, от семи до двенадцати дней, а у зимнего поколения около двухсот дней. У этого последнего вида состояние куколки, конечно, может быть сокращено путем содержания их при повышенной температуре; но, тем не менее, мне удалось только в одном случае получить двух или трех бабочек в конце декабря от гусениц, которые окуклились в сентябре, обычно они появляются в течение февраля и марта, и их можно увидеть на крыле в теплую погоду в течение последнего месяца. Наибольшее сокращение периода куколки все же оставляет для этой стадии более 100 дней.

Из этого последнего наблюдения следует, что не продолжительность развития в отдельных случаях определяет форму бабочки и, следовательно, решает, появится ли зимняя или летняя форма, но что, напротив, продолжительность стадии куколки зависит от тенденции, которую будущая бабочка приобрела в состоянии куколки. Это можно хорошо понять, если учесть, что у зимней формы, должно быть, был длительный, а у летней формы - короткий куколочный период на протяжении бесчисленных поколений. У первых привычка к медленному развитию, должно быть, была так же хорошо развита, как и у последних - к быстрому; и мы нисколько не удивимся, если не увидим, что зимняя форма отказывается от этой привычки, когда представится такая возможность. Но то, что от него иногда можно отказаться, тем более доказывает, что продолжительность развития куколки в меньшей степени определяет форму бабочки, чем температура непосредственно, в отдельных случаях.

Так, например, Эдвардс прямо заявляет, что, в то время как две зимние формы *P. Ajax*, а именно. вары. *Walshii* и *теламониды*обычно появляются только после периода куколки, длящегося от 150 до 270 дней, однако встречаются отдельные случаи, когда стадия куколки длится не дольше, чем у летней формы, а именно. четырнадцать дней.23 Аналогичная вещь происходит с *A. Levana*, ибо, как уже объяснялось, не только развитие зимней формы может быть до некоторой степени форсировано искусственным теплом, но и летнее поколение часто производит реверсивные формы без задержки развития. Промежуточная реверсивная форма*Поримы* была известна задолго до того, как считалось возможным ее искусственное

получение под действием холода; иногда, хотя и очень редко, она появляется в середине лета в естественном виде.

Тогда, если мое объяснение феномена верно, зимняя форма является первичной, а летняя - вторичной, и те особи, которые естественным или искусственным образом принимают зимнюю форму, должны рассматриваться как случаи атавизма. Таким образом, возникает предположение, способна ли только низкая температура вызвать этот возврат, или другие внешние воздействия также неэффективны. Действительно, последнее, по-видимому, имеет место. Помимо чисто внутренних причин, как указывалось ранее у*П. Аякса*, тепло и механическое движение, по-видимому, способны вызывать реверсию.

То, что необычно высокая температура может вызвать реверсию, я заключаю из следующего наблюдения. Летом 1869 года я вывел первый летний выводок *A. Levana*; гусеницы окуклились во второй половине июня, и с этого времени до их появления на свет, с 28 июня по 3 июля, стояла сильная жара. Итак, в то время как промежуточная форма *Porima* до сих пор была большой редкостью как в свободном состоянии, так и при разведении, поскольку я никогда не получал ее сам, например, из многих сотен экземпляров, среди шестидесяти или семидесяти бабочек, вышедших из вышеупомянутого выводка, было от восьми до десяти экземпляров *Porima*. Это, конечно, не точный эксперимент, но мне кажется, есть определенная вероятность, что высокая летняя температура в данном случае привела к реверсии.

Ни по второй причине, которой я приписал способность вызывать реверсию, я не могу представить никаких абсолютных доказательств, поскольку экспериментальное решение всех этих побочных вопросов потребовало бы бесконечного количества времени. Однако я располагаю наблюдением, которое делает мне вероятным, что непрерывное механическое движение действует на развитие куколок аналогично холоду, то есть задерживает их и в то же время вызывает реверсию. Во Фрайбурге у меня было большое количество куколок первого летнего выводка*Pieris Napi*, выведенных из яиц. Я сменил место жительства, пока многие гусеницы находились в процессе трансформации, и путешествовал с куколками в таком состоянии семь часов по железной дороге. Хотя этот выводок *P. Napi*, при обычных обстоятельствах, всегда появляется летом, обычно в июле того же года, что и летняя форма (var. *Napeæ*), однако из этих многочисленных куколок я не добыл ни одной бабочки в течение 1872 года. Зимой я держал их в теплом помещении, и первые бабочки появились в январе 1873 года, остальные - вфеврале, марте и апреле, а две самки появились только в июне. Однако все они выглядели как изысканные зимние формы. Весь ход развития был в точности таким, как если бы на куколок действовал холод; и в самом деле, я не мог найти никакой другой причины для такого совершенно исключительного поведения, кроме семичасовой тряски, которой подвергались куколки во время поездки по железной дороге, сразу после или во время их трансформации.

Очевидно, что факт фундаментальной важности для теории сезонного диморфизма заключается в том, что летняя форма может быть легко преобразована в зимнюю форму, в то время как последняя не может быть преобразована в летнюю форму. До сих пор я проводил эксперименты на эту тему только с*A. Леваной*, но, как мне кажется, тот же факт получен и для *П. Напи*. Однако я не оперировал обычной зимней формой *P. Napi*, а выбрал для этого эксперимента разновидность *Bryoniae*, хорошо известную всем энтомологам. Это, в определенной степени, потенциальная зимняя форма *P. Napi*; самец (рис. 14,фото I.) в точности напоминает обычную зимнюю форму в мельчайших деталях, но самка отличается от *Napi*

серовато-коричневыми чешуйками по всей верхней стороне крыльев (рис. 15, фото I.). Этот вид, *Bryoniae*, встречается в полярных регионах как единственная форма *Napi*, и является редким видом. также встречается в высокогорьях Альп, где он летает на уединенных лугах как единственная форма, но в других местностях, менее изолированных, смешивается с обычной формой этого вида. В обоих регионах *Bryoniae* производит всего одно поколение в год и, таким образом, должна, согласно моей теории, рассматриваться как родительская форма *Pieris Napi*.

Если эта гипотеза верна — если разновидность *Bryoniae* действительно является исходной формой, сохранившейся с ледникового периода в определенных регионах земли, в то время как *Napi* в своей зимней форме является первой вторичной формой, постепенно выведенной в теплом климате, тогда было бы невозможно когда-либо вывести обычную форму *Napi* из куколок *Bryoniae* под действием тепла, поскольку форма преобладающего в настоящее время вида должна была возникнуть только в результате кумулятивного действия, оказываемого на многочисленные поколения, а не *за одно поколение*. *соль*.

Эксперимент проводился следующим образом: в первой половине июня я поймал самку *Bryoniae* в уединенной альпийской долине и поместил ее во вместительную клетку для размножения, где она летала среди цветов и отложила более сотни яиц на обыкновенную капусту. Хотя гусеницы в свободном состоянии питаются другим неизвестным мне растением, они охотно поедали капусту, быстро росли и окуклились в конце июля. Затем я отнес куколок в теплицу, в которой температура колебалась между 12 ° и 24 ° C. Но, несмотря на эту высокую температуру и — что, безусловно, более важно — несмотря на отсутствие ночного охлаждения, тем же летом появилась только одна бабочка, и то самец, которого по некоторым мельчайшим характерным отметинам можно было с уверенностью идентифицировать как var. *Бриония*. Остальные куколки впали в спячку в отапливаемом помещении и с конца января по начало июня произвели на свет 28 бабочек, все из которых были изящными *Bryoniae*.

Эксперимент, таким образом, подтвердил точку зрения, что*Bryoniae* является родительской формой *Napi*, и поэтому описание, данное до сих пор систематиками, следовало бы полностью изменить. *Pieris Bryoniae* следует возвести в ранг вида, а обычные зимние и летние формы следует обозначить как vars. *Напи* и *Напе*. И все же мне не хотелось бы брать на себя ответственность увеличивать бесконечную путаницу в синонимии бабочек. В определенном смысле также вполне корректно описывать форму *Bryoniae* как климатическую разновидность, поскольку она, фактически, устанавливается, если не производится, климатом, благодаря которому она также сохраняется; только это не вторичная, а первичная климатическая разновидность *Напи*. В этом смысле большинство видов, вероятно, можно было бы описать как климатические разновидности, поскольку под влиянием другого климата они постепенно приобрели бы новые признаки, в то время как под влиянием климата, преобладающего сейчас в их местах обитания, они в определенной степени приобрели и сохранили свою нынешнюю форму.

Вар. *Бриония*, однако, представляет особый интерес, поскольку проясняет связь, существующую между климатическими изменениями и сезонным диморфизмом, что будет доказано в следующем разделе. Правильность настоящей теории должна быть сначала представлена здесь для дальнейшего доказательства.

Было показано, что вторичные формы сезонно диморфных бабочек не все обладают тенденцией к рецидиву в одинаковой степени, но эта тенденция довольно различна у каждой

особи. Поскольку возврат к первичной форме синонимичен отказу от вторичной, большая тенденция к возврату, таким образом, синонимична большей тенденции к отказу от вторичной формы, но это опять же эквивалентно меньшей устойчивости последней; следовательно, следует заключить, что особи вида по-разному подвержены влиянию климатических изменений, так что у некоторых новая форма должна утвердиться раньше, чем у других. Из этого обязательно должна вытекать изменчивость соответствующего поколения, т. е. особи летнего поколения должны больше отличаться по окрасу и маркировке, чем особи зимнего поколения. Если теория верна, летние поколения должны быть более изменчивыми, чем зимние поколения — по крайней мере, до тех пор, пока максимально возможное выравнивание индивидуальных вариаций не произошло за счет продолжающегося действия тепла в сочетании с постоянным скрещиванием особей, которые изменились в разной степени. И здесь теория полностью согласуется с фактами.

У *А. Леваны* форма *Levana* явно более постоянна, чем форма *Prorsa*. Первый, в незначительной степени, сексуально диморфен: самка светлого окраса, а самец темного. Если мы примем во внимание это различие между полами, которое также проявляется в еще меньшей степени в форме *Prorsa*, предыдущее утверждение будет признано правильным, а именно. что форма *Levana* различается лишь незначительно, и во всех случаях значительно меньше, чем форма *Prorsa*, у которой наибольшие различия проявляются в желтых полосах и исчезновении черных пятен на белой полосе заднего крыла, причем эти черные пятна являются стойкими отметинами *Levana*. На самом деле, трудно найти двух совершенно похожих особей формы *Prorsa*. Более того, следует учитывать, что маркировка *Levana*, будучи более сложной, будет легче обнаруживать вариации. Точно то же самое происходит в *Pieris Napi*, в котором также используется var. *Estiva* значительно более изменчив, чем var. *Vernalis*. Судя по поведению var. *Bryoniae*, с другой стороны, которую я рассматриваю как родительскую форму, может возникнуть соблазн выдвинуть возражение против этой теории; хорошо известно, что эта форма чрезвычайно изменчива по окраске и маркировке как в Альпах, так и в Юре, где она встречается на наибольших высотах. Согласно теории,*бриония* должна быть менее изменчивой, чем зимняя форма низменностей, потому что она старше и, следовательно, должна быть более постоянной по своим признакам. Однако не следует забывать, что изменчивость вида может происходить не только от одного известного способа неодинаковой реакции особи на действие различных возбуждающих причин, но также и от скрещивания двух разновидностей, по отдельности выведенных в смежных районах и впоследствии приведенных в контакт. В Альпах и Юре обычная форма *Napi* расселяется повсюду, начиная с равнин и заканчивая местами обитания *Bryoniae*, так что иногда или даже часто может иметь место скрещивание двух форм; и неудивительно, что в некоторых местах (например, в Мейрингене)встречается*совершенная серия промежуточных форм между*Napi и…. То, что скрещивание является причиной большой изменчивости *Bryoniae* в альпийских районах, подтверждается тем фактом, что в полярных регионах эта форма “ни в коем случае не так изменчива, как в Альпах, но, судя по примерно сорока-пятидесяти норвежским образцам, довольно постоянна”. Мой друг, доктор Штаудингер, который дважды проводил лето в Лапландии, так пишет в ответ на мой вопрос. Скрещивание с *Napi* там не может иметь места, поскольку эта форма никогда не встречается, так что древняя родительская форма *Bryoniae* смогла сохранить свое первоначальное постоянство. Таким образом, и в этом случае факты соответствуют требованиям теории.

II.
Сезонный диморфизм и климатические вариации.

Если, как я пытался показать, сезонный диморфизм возникает в результате медленного действия изменившегося летнего климата, то является ли это явление ничем иным, как разделением вида на две климатические разновидности в одном и том же районе, и мы можем ожидать найти различные связи между обычными простыми климатическими вариациями и сезонным диморфизмом. Действительно, имеют место случаи, когда сезонный диморфизм и климатические вариации переходят друг в друга и переплетаются таким образом, что понимание происхождения и природы сезонного диморфизма, полученное экспериментально, находит подтверждение. Однако, прежде чем я более подробно остановлюсь на этом предмете, необходимо прийти к пониманию концепции “климатических изменений”, поскольку этот термин часто весьма произвольно применяется к совершенно непохожим явлениям.

На мой взгляд, следует проводить четкое различие между климатическими и местными сортами. Первое должно охватывать только такие случаи, которые возникают в результате прямого действия климатических влияний; в то время как под общим обозначением “местных форм” следует включать все вариации, которые берут свое начало в других причинах — таких, например, как косвенное действие внешних условий жизни или в обстоятельствах, которые своим нынешним существованием обязаны не климату и внешним условиям, а скорее тем геологическим изменениям, которые приводят к изоляции. Так, например, древние виды, давно вымершие в других местах, могут сохраняться в определенных частях земли благодаря защитному влиянию изоляции, в то время как другие, которые иммигрировали в состоянии изменчивости, могут трансформироваться в местные разновидности в таких регионах под действием "амиксии", 24 т.е. не имея возможности скрещиваться со своими формами-компаньонами, существующими в других частях их среды обитания. В отдельных случаях может быть трудно или в настоящее время невозможно решить, имеем ли мы перед собой климатическую форму или локальную форму, возникающую в результате других причин; но именно по этой причине мы должны быть осторожны при определении климатических изменений.

Утверждение о том, что климатические формы в истинном смысле этого слова действительно существуют, мне хорошо известно, и к нему без колебаний прибегали все зоологи; действительно, можно привести ряд достоверно наблюдаемых фактов , которые доказывают, что довольно постоянные изменения у вида могут быть вызваны прямым действием изменившихся климатических условий. Применительно к бабочкам во многих случаях возможно отделить чисто климатические разновидности от других местных форм, поскольку мы имеем дело только с незначительными изменениями, а не с теми, которые имеют биологическую ценность, так чтоестественный отбор может быть с самого начала исключен как причина рассматриваемых изменений. С другой стороны, четко очерченное географическое распределение, регулируемое климатом, часто свидетельствует о переходных формах в районах, лежащих между двумя экстремальными климатическими явлениями.

В следующей попытке прояснить взаимосвязь между простой климатической изменчивостью и сезонным диморфизмом я буду заниматься только такими несомненными климатическими разновидностями. Случай такого рода, когда зимняя форма сезонно диморфной бабочки встречается в других местообитаниях как единственная форма, т.е. как климатическая разновидность, уже приводился в предыдущем параграфе. Я имею в виду случай с*Pieris Napi*, зимняя форма которого, сезонно диморфный вид, встречается на равнинах Европы с умеренным климатом, в то время как в Лапландии и Альпах он обычно встречается как мономорфная климатическая разновидность, представляющая собой более высокий уровень развития зимнего типа, а именно var.*Бриония*.

Очень похожим является случай с *Euchloe Belia*, бабочкой, также принадлежащей к семейству *Pierinae*, которое простирается от средиземноморских стран до середины Франции и повсюду проявляет очень резко выраженный сезонный диморфизм. Его летняя форма до недавнего времени описывалась как отдельный вид, *E. Ausonia*. Штаудингер был первым, кто с помощью селекции доказал, что предполагаемые два вида генетически связаны.25 Этот вид, помимо того, что встречается в названных странах, встречается также в небольшом местечке в Альпах по соседству с перевалом Симплон. Из-за короткого лета в альпийском климате этот вид имеет в этой местности только один ежегодный выводок, который несет признаки зимней формы, измененные во всех случаях более грубыми, густо усеянными волосками на теле (свойственными многим альпийским бабочкам) и некоторыми другими незначительными отличиями. Вар. *Симплония*, таким образом, в Альпах является простой климатической разновидностью, в то время как на равнинах Испании и Юга Франции она встречается как зимняя форма сезонно диморфного вида.

Это *Евхлоэ* вар. *Симплония*, очевидно, соответствует переменной. *Bryoniae* из *Pieris Napi*, и весьма вероятно, что эта форма*E. Belia* также должна рассматриваться как родительская форма вида, сохранившегося с ледниковой эпохи, хотя нельзя утверждать, как это можно сделать в случае с *Bryoniae*, что тип не претерпел изменений с той эпохи, поскольку *Bryoniae* из Лапландии идентична альпийской форме,26 в то время как *E. Simplonia* не появляется встречается в полярных странах.

Очень интересен также случай с *Polyommatus Phlæas*, Linn., одной из наших самых распространенных *ликонид*, которая имеет очень широкое распространение, простираясь от Лапландии до Испании и Сицилии.27Если мы сравним экземпляры этой красивой бабочки медного цвета из Лапландии с экземплярами из Германии, постоянной разницы обнаружить не удастся; однако в Лапландии у насекомого всего одно годовое поколение, в то время как в Германии оно размножается дважды; но зимнее и летнее поколения полностью похожи друг на друга, и экземпляры, пойманные весной на Лигурийском побережье, были также окрашены так же, как и экземпляры с Сардинии. (Рис. 21, таблица II.). В соответствии с этими фактами мы могли бы считать, что этот вид необычайно индифферентен к климатическим воздействиям; но южноевропейское летнее поколение в немалой степени отличается от только что упомянутого зимнего поколения: блестящий медный блеск почти покрыт густым налетом черных чешуек. (Табличка II, рис. 22.) Таким образом, этот вид стал сезонно диморфным под влиянием теплого южного климата, хотя в Германии это не так, где у него также бывает два поколения в год.28 Ни один человек, знакомый только с летней формой Сардинии, а не с зимней формой этих мест, не колебался бы рассматривать первую как климатическую разновидность нашего *P. Phlæas*; или,

наоборот, северогерманскую форму как климатическую разновидность южной летней формы — в зависимости от того, признает ли он ту или иную первичную форму вида.

Еще более сложными являются условия у другого вида *Lycænidae*, *Plebeius Agestis* (= *Alexis* Scop.), который демонстрирует двойной сезонный диморфизм. Эта бабочка встречается в трех формах; в Германии A и B чередуются друг с другом как зимние и летние формы, в то время как в Италии B и C сменяют друг друга как зимние и летние формы. Таким образом, форма B встречается в обоих климатических зонах, появляясь как летняя форма в Германии и как зимняя форма в Италии. Немецкая зимняя разновидность A полностью отсутствует в Италии (как я знаю по многочисленным экземплярам, которые я поймал), в то время как итальянская летняя форма, с другой стороны, (var. *Allous*, герх.), не встречается в Германии. Различия между тремя формами достаточно разительны. Форма A (рис. 18, пластина II.) черновато-коричневая с верхней стороны и у наиболее ярко выраженных экземпляров имеет только след узких красных пятен по краям; в то время как форма B (рис. 19,пластина II.) украшена ярко-красными краевыми пятнами; и C (рис. 20, пластина II.) отличается от B сильным желтовато-коричневым цветом нижней стороны. Если бы перед нами были только немецкая зимняя и итальянская летняя формы, мы, без сомнения, рассматривали бы их как климатические разновидности; но они связаны формой B, вставленной в ходе развития обеих, и две крайности, таким образом, сохраняют характер простых сезонных форм.

III.
Природа причин, приводящих к климатическим разнообразиям.

Было показано, что явление сезонного диморфизма имеет ту же непосредственную причину, что и климатические колебания, а именно. изменение климата и что оно должно рассматриваться как идентичное по своей природе климатическим изменениям, отличаясь от обычных, или, как я это обозначил, простых (мономорфных) климатических изменений тем фактом, что, помимо новой формы, вызванной изменением климата, старая форма продолжает существовать в генетической связи с ней, так что старые и новые формы чередуются друг с другом в зависимости от времени года.

Теперь для исследования возникают еще два вопроса, а именно. (1) каким образом изменение климата вызывает изменение маркировки и окраски бабочки? и (2) в какой степени климатическое воздействие определяет характер изменений?

Что касается первого вопроса, то, во-первых, необходимо решить, заключается ли истинное воздействие климатических изменений в действии высокой или низкой температуры на организм, или же оно может быть вызвано ускоренным развитием, вызванным высокой температурой, и замедленным развитием, вызванным низкой температурой. Другими факторами, относящимися к категории внешних условий жизни, которые включаются в термин “климат”, можно пренебречь, поскольку в этих случаях они не имеют значения. Рассматриваемый вопрос трудно разрешить, поскольку, с одной стороны, тепло и короткий период созревания куколки, а с другой стороны, холод и длительный период созревания

куколки, как правило, неразрывно связаны друг с другом; и без особой осторожности можно легко впасть в заблуждение, приписывая влиянию действующих в настоящее время причин то, что является всего лишь следствием длительного наследования.

Когда в случае с *Araschnia Levana* даже очень холодным летом появляется *Prorsa*, но никогда форма *Levana*, все равно было бы ошибочным заключать, что причиной формирования типа *Prorsa* является только более короткий период развития зимнего поколения, а не летнее тепло. Эта новая форма вида возникла не внезапно, а (как достаточно ясно из предшествующих экспериментов) возникла в течение многих поколений, в течение которых летняя жара и короткий период развития обычно были связаны друг с другом. Из того факта, что зимнее поколение всегда производит *Levana*, даже когда куколки не подвергались воздействию холода, а содержались в помещении, было бы столь же ошибочным делать вывод, что зимний холод не оказал влияния на определение типа. В этом случае также определяющие причины, должно быть, действовали на протяжении бесчисленных поколений. После того, как зимняя форма вида утвердилась на протяжении столь длительного периода, она остается постоянной, даже когда внешнее воздействие, вызвавшее ее (холод), время от времени прекращается.

Эксперименты больше не могут помочь нам здесь, поскольку мы не можем наблюдать в течение длительных периодов времени; но есть определенные наблюдения, которые мне кажутся решающими. Когда и в Германии, и в Италии мы видим, что*Polyommatus Phlæas* появляются в двух поколениях, из которых оба немецких похожи, в то время как в Италии летний выводок черный, мы не можем приписать этот факт влиянию более короткого периода развития, потому что этот период одинаков как в Германии, так и в Италии (два ежегодных поколения), так что это может быть связано только с более высокой температурой лета.

Можно было бы привести множество подобных случаев, но приведенного достаточно для доказательства. Поэтому я придерживаюсь мнения, что причиной изменения климатических разновидностей бабочек является не продолжительность периода развития, а только температура, которой подвергается вид во время своего существования в куколке. Каким же образом тогда мы должны понимать, что тепло влияет на отметины и окраску бабочки? Это вопрос, на который можно получить полный ответ, только проникнув в суть таинственных химико-физиологических процессов, посредством которых бабочка формируется в куколке; и действительно, только благодаря такому полному проникновению в мельчайшие детали, которые находятся далеко за пределами нашего изучения, мы могли бы прийти к объяснению развития любого живого организма или хотя бы приблизиться к нему. Тем не менее, можно сделать важный шаг к решению этой проблемы, установив, что изменение зависит главным образом не от действия тепла, а от самого организма, как явствует из характера изменения у одного и того же вида.

Если мы сравним итальянскую летнюю форму *Polyommatus Phlæas* с ее зимней формой, мы обнаружим, что разница между ними заключается только в блестящем медно-красном цвете последней, который у летней формы в значительной степени покрыт черными чешуйками. Когда энтомологи говорят о “черном напылении” верхней стороны крыльев, это утверждение, конечно, не следует понимать буквально; количество чешуек одинаково у обеих форм, но у летней разновидности они в основном черные, сравнительно небольшое количество красных. Таким образом, мы могли бы быть склонны сделать вывод, что из-за высокой температуры химический состав материала, претерпевающего трансформацию во *Флах*, изменяется таким

образом, что образуется меньше красного и больше черного пигмента. Но дело не так просто, как покажется очевидным, если мы примем во внимание тотфакт, что летние формы возникли не внезапно, а только в ходе многочисленных поколений; и если мы далее сравним две сезонные формы у других видов. Так, у*Pieris Napi* зимняя форма отличается от летней, среди прочих признаков, сильным черным напылением основания крыльев. Но из этого мы не можем заключить, что в данном случае зимой вырабатывается больше черного пигмента, чем у летней формы, поскольку у последней, хотя основание крыльев белое, их кончики и черные пятна на передних крыльях крупнее и более глубокого черного цвета, чем у зимней формы. Количество вырабатываемого черного пигмента определяет не две формы, а способ его распределения на крыльях.

Даже в случае видов, летняя форма которых действительно обладает гораздо большим количеством черного, чем зимняя, как, например, у*Araschnia Levana*, один тип не может быть выведен из другого просто по наличию черных пятен, поскольку на том же месте, где у *Levana* черная полоса пересекает крылья, у *Prorsa*, которая в остальном обладает гораздо большим количеством черного, есть белая полоса. (См. Рис. 1-9, Фото I.) Промежуточные формы, искусственно полученные в результате воздействия холода на летнее поколение, представляют собой постепенный ряд, в зависимости от того, более или менее завершена ли реверсия; черное пятно сначала появляется в середине белой полосы*Prorsa*, а затем увеличивается, пока, наконец, в совершенной *Леване* оно не соединяется с другим черным треугольником, идущим от передней части полосы, и, таким образом, сливается в черную полосу. Белая полоса *Prorsa* и черная полоса *Levana* никоим образом не совпадают по положению; в *Prorsa* появляется совершенно новый рисунок, который не возникает из-за простой замены цвета маркировки *Levana*. Следовательно, в данном случае нет никаких сомнений в том, что новая форма образуется не просто потому, что определенный пигмент (черный) образуется в больших количествах, а потому, что в то же время отличается способ его распределения: в некоторых случаях белый появляется там, где раньше был черный, в то время как в других случаях черный остается. Всякий, кто сравнивает *Прорсу* с *Леваной*, не преминет быть пораженным замечательным изменением окраски, вызванным прямым воздействием внешних условий.

Многочисленные промежуточные формы, которые могут быть получены искусственно, представляются мне дополнительным доказательством постепенного характера трансформации. Предковые промежуточные формы могут встречаться только там, где они когда-то существовали в филетическом ряду. Реверсия может произойти полностью только в некоторых частных признаках, в то время как в других новая форма остается постоянной — фактически это обычная форма реверсии, и таким образом может появиться смесь признаков, которая никогда не существовала как филетическая стадия; но определенные признаки, безусловно, никогда не могли бы проявиться, если бы они не были нормальными для вида на некоторой стадии филетического развития. Если бы это было возможно, это прямо противоречило бы идее реверсии, согласно которой новые персонажи никогда не появляются, а только такие, которые уже существовали. Следовательно, если предковые формы *A. Levana* (которые мы обозначаем как *Porima*) представляют большое количество переходных разновидностей, это приводит к выводу, что вид, должно быть, прошел длинный ряд стадий филетического развития, прежде чем летнее поколение полностью превратилось в *Prorsa*. Таким образом, подтверждается уже высказанная точка зрения о медленном кумулятивном действии климатических воздействий.

Таким образом, если тепло, без сомнения, является фактором, который постепенно изменил окраску и отметины многих наших бабочек, то из того, что только что было сказано относительно природы изменения, достаточно ясно следует, что главную роль в трансмутации следует приписывать не рассматриваемому фактору, а организму, на который оно воздействует. Вызванный теплом, начинается изменение в конечных процессах материи, подвергающейся трансформации, которое увеличивается от поколения к поколению и которое заключается не только в появлении окрашивающего вещества в одном месте вместо другого, но также в замене желтого в одном месте белым, а в другом черным, или в превращении черного в белый на одних участках крыльев, в то время как на других черный остается. Когда мы рассматриваем, с какой чрезвычайной точностью самые незначительные детали маркировки у постоянных видов бабочек передаются из поколения в поколение, полное изменение рассматриваемого вида не может не показаться удивительным, и мы должны объяснять это не природой фактора (теплоты), а только природой затронутого вида. Последний не может реагировать на тепло так же, как раствор соли железа реагирует с ферроцианидом калия или с сероводородом; окраска крыла бабочки, которое раньше было черным, не становится синей или желтой, а то, что было белым, не превращается в черное, но из существующей развивается новая маркировка — или, как я могу выразить это в более общих чертах, вид идет по другому пути развития; сложные химико-физические процессы в веществе, составляющем куколку, постепенно видоизменяются таким образом, что в конечном результате образуется новая окраска. произведена новая маркировка и окраска бабочки.

Можно привести дополнительные факты в поддержку точки зрения, что в этих процессах главную роль играет строение вида, а не внешний фактор (теплота). Последнее, как поразительно выразился Дарвин, скорее выполняет функцию искры, которая воспламеняет горючее вещество, в то время как характер горения зависит от природы взрывчатого вещества. Если бы это было не так, повышенное нагревание всегда изменяло бы данный цвет29 одинаковым образом у всех бабочек и, следовательно, всегда приводило бы к образованию одного и того же цвета. Но этого не происходит; *Polyommatus Phlæas*, например, становится черным на юге, в то время как красно-коричневый *Vanessa Urticae* становится черным в высоких северных широтах, и можно привести множество других случаев, хорошо известных энтомологам.30 Действительно, оказывается, что виды сходного физического строения, то есть почти родственные виды, при сходных климатических воздействиях изменяются аналогичным образом. Прекрасным примером этого является наша *Пьерина*. Большинство видов проявляют сезонный диморфизм; как, например, *Pieris Brassicae*, *Rapae*, *Napi*, *Krueperi* и *Daplidice*, *Euchloe Belia* и *Belemia*, и *Leucophasia Sinapis*, у всех из которых разница между зимними и летними формами имеет совершенно сходную природу. Первые характеризуются сильным черным налетом у основания крыльев и черноватым или зеленым налетом чешуи на нижней стороне задних крыльев, в то время как у последних кончики крыльев интенсивно черные, а также часто встречаются пятна на передних крыльях.

Однако ничто не может быть более поразительным доказательством того, что в таких случаях все зависит от физического телосложения, чем тот факт, что у одного и того же вида самцы изменяются иным образом, чем самки. Родительская форма*Pieris Napi* (вар. *Bryoniae*) приводит пример. У всех *пьерин* обнаружены вторичные половые различия, самцы по-разному отмечены по сравнению с самками; таким образом, вид является сексуально диморфным. Сейчас самец Альпийского и полярного вар. *Bryoniae*, которую я считаю предковой формой, едва ли можно отличить, как уже упоминалось, от самца нашей немецкой зимней формы (*P. Napi*, var. *Vernalis*),

в то время как самки значительно отличаются.31 Постепенное изменение климата, которое превратило родительскую форму *Bryoniae* в *napi*, следовательно, оказало гораздо большее влияние на самку, чем на самца. Внешнее воздействие на представителей обоих полов было совершенно одинаковым, но реакция организма была разной, и причину различия можно искать только в тонких различиях физического телосложения, которые отличают мужчину от женщины. Если мы не в состоянии точно определить эти различия, мы, тем не менее, можем с уверенностью заключить из таких наблюдений, что они существуют.

Я уделил этому вопросу особое внимание, потому что, по моей идее, Дарвин приписывает слишком большую силу половому отбору, когда он приписывает формирование вторичных половых признаков исключительно действию этого фактора. Случай с *бриониями* учит нас, что такие признаки могут возникать из чисто врожденных причин; и пока эксперименты не определят, насколько далеко простирается влияние полового отбора, мы вправе полагать, что половой диморфизм бабочек в значительной степени обусловлен различиями физического телосложения между полами. Совершенно иначе обстоит дело с такими половыми признаками, как полосатые органы самцов прямокрылых, которые, несомненно, важны для этого пола. Безусловно, с большой долей вероятности это можно отнести к половому отбору.

Возможно, будет нелишним привести еще один подобный случай, в котором, однако, климат больше всего влияет на самца, а не на самку. В наших широтах, как и на крайнем севере,*Polyommatus Phlæas*, уже так часто упоминавшийся, совершенно одинаков у обоих полов по окраске и отметинам; то же самое справедливо и для зимнего поколения на юге. Летнее поколение последних, однако, демонстрирует небольшой половой диморфизм: красная часть передних крыльев самки менее полностью покрыта черным, чем у самца.

IV.
Почему все полигонные виды не являются сезонно-диморфными.

Если мы можем считать установленным, что сезонный диморфизм - это не что иное, как разделение вида на две климатические разновидности в одной и той же местности, сразу возникает следующий вопрос, почему все полигональные виды (те, которые производят более*одного* поколения в год) не являются сезонно диморфными.

Чтобы ответить на этот вопрос, необходимо будет более глубоко изучить развитие сезонного диморфизма. Очевидно, это зависит от особого рода периодической, чередующейся наследственности, которую у нас может возникнуть соблазн отождествить с дарвиновской “наследственностью в соответствующие периоды жизни”. Однако он никоим образом не полностью согласуется с этим принципом, хотя представляет собой большую аналогию с ним и должен в конечном счете зависеть от той же причины. Дарвиновская “наследственность в соответствующие периоды жизни” — или, как это называет Геккель, “гомохронная наследственность” - характеризуется тем фактом, что новые признаки всегда появляются у индивидов на той же стадии жизни, на которой они появились у их предков. Истинность этого принципа была твердо установлена, известны случаи, когда наблюдалось как первое появление

нового (особенно патологического) признака, так и его передача через несколько поколений. Сезонно-диморфные бабочки также представляют собой еще одно ценное доказательство этого принципа, поскольку они показывают, что не только вариации, возникающие внезапно (и которые, следовательно, вероятно, обусловлены чисто врожденными причинами), следуют этому способу наследования, но также и то, что признаки, постепенно вызываемые влиянием внешних условий и накапливающиеся от поколения к поколению, наследуются только в тот период жизни, в который эти условия были или остаются эффективными. У всех сезонно диморфных бабочек, которых мне удалось внимательно изучить, я обнаружил, что гусеницы летнего и зимнего выводков совершенно идентичны. Влияния, которые, действуя на куколок, разделили воображение на две климатические формы, таким образом, не оказали влияния на более ранние стадии развития. Я могу особо отметить, что гусеницы, а также куколки и яйца*A. Levana*совершенно одинаковы как в летней, так и в зимней формах; и то же самое имеет место на соответствующих стадиях у*P. Napi* и *P. Bryoniae*.

Я не буду здесь пытаться более глубоко проникать в природу феноменов наследования. Достаточно подтвердить закон, согласно которому влияния, действующие только на определенные стадии развития индивида, даже когда действие носит кумулятивный, а не внезапный характер, влияют только на эти конкретные стадии, не оказывая никакого влияния на более ранние или более поздние стадии. Очевидно, что этот закон имеет величайшее значение для понимания метаморфозы. Лаббок, 32, вкратце и очень ясно показал, как существование метаморфоза у насекомых может быть объяснено косвенным воздействием изменяющихся условий на различные стадии жизни вида. Таким образом, нижние челюсти гусеницы в результате адаптации к другому способу питания в более поздний период жизни заменяются на сосательный орган. Такое приспособление различных стадий развития вида к различным условиям жизни никогда не привело бы к метаморфозу, если бы закон гомохронной, или периодической, наследственности не приводил к тому, что признаки, постепенно приобретаемые на данной стадии, передавались на ту же стадию следующему поколению.

Происхождение сезонного диморфизма зависит от очень похожего закона или, скорее, формы наследования, которая отличается от рассмотренной выше только тем фактом, что вместо стадий онтогенеза подвергается влиянию целая серия поколений. Эту форму наследования можно сформулировать примерно следующим образом: —Когда различные условия попеременно влияют на ряд поколений, возникает цикл, в котором изменения передаются только тем поколениям, на которые действуют соответствующие условия, а не промежуточным. Признаки, возникшие под действием летнего климата, наследуются только летним поколением, в то время как в зимнем поколении они остаются скрытыми. Это то же самое, что и с нижними челюстями гусеницы, которые находятся в латентном состоянии у бабочки и снова появляются на соответствующей (личиночной) стадии следующего поколения. Это не просто гипотеза, а законный вывод из фактов. Если признать, что моя концепция сезонного диморфизма как двойной климатической вариации верна, то закон “циклической наследственности”,33 как я могу его назвать - в отличие от “гомохронной наследственности”, которая относится только к стадиям онтогенеза, — немедленно вытекает. Все те случаи, которые подпадают под обозначение ‘смены поколений’, очевидно, могут быть отнесены к циклической наследственности, как будет объяснено далее. В одном случае последовательные поколения ведут себя точно таким же образом, как и последовательные стадии развития особи в другом; и мы можем заключить отсюда (как это уже давно признавалось на других основаниях), что

поколение на самом деле есть не что иное, как стадия развития в жизни вида. Мне кажется, это прекрасное подтверждение теории происхождения.

Теперь, если, возвращаясь к ранее решенным вопросам, попеременное действие холода зимой и тепла летом приводит к образованию зимней и летней формы, согласно закону циклической наследственности, все еще остается вопрос: почему мы не находим сезонный диморфизм у всех полигональных бабочек?

Сначала мы могли бы предположить, что не все виды одинаково чувствительны к влиянию температуры: действительно, разная величина различий между зимними и летними формами у разных видов, несомненно, показала бы существование разной степени чувствительности к модифицирующему действию температуры. Но даже это не дает объяснения, поскольку существуют бабочки, которые производят два совершенно одинаковых34 поколения, где бы они ни встречались, и которые, тем не менее, появляются в различных климатических зонах как климатические разновидности. Так обстоит дело с *Парарга Эгерия* (рис. 23, фото II.), южная разновидность которой, *Мейоне* (рис. 24, фото II.), связана с ним промежуточной формой с лигурийского побережья. Следовательно, этот вид обладает решительной способностью реагировать на влияние температуры, и все же никакого различия между летней и зимней формой не проводилось. Таким образом, мы можем приписать это различное поведение только другому виду наследственности; и поэтому мы можем ясно заявить, что изменения, производимые сменой климата, не всегда наследуются*поочередно*, то есть соответствующими поколениями, но иногда *непрерывно*, проявляясь в каждом поколении и никогда не оставаясь латентными. Причины, определяющие, почему в конкретном случае преобладает та или иная форма наследования, могут быть только врожденными, то есть они лежат в самом организме, и об их точной природе можно сказать так же мало, как и о природе любого другого процесса наследования. Аналогичным образом Дарвин допускает своего рода двойное наследование признаков, вырабатываемых половым отбором; в одной форме эти признаки остаются ограниченными полом, который их впервые приобрел, в другой форме они наследуются обоими полами, при этом не очевидно, почему в каждом конкретном случае должна иметь место та или иная форма наследственности.

Вышеупомянутое объяснение может быть получено в случае полового отбора, при котором не исключено, что определенные признаки могут не так легко вырабатываться или даже не вырабатываться вовсе у одного пола вследствие его отличия от другого по физическому строению. Однако в рассматриваемом классе случаев невозможно предотвратить приобретение наследственных признаков одним поколением из-за его физического строения, поскольку это строение было сходным во всех последующих поколениях до появления диморфизма. Конституция, о которой идет речь, сначала стала неодинаковой в двух поколениях до такой степени, что вызвала изменение специфического характера в результате воздействия температуры на чередующиеся выводки каждого года в сочетании с циклической наследственностью. Если закон циклической наследственности является общим, он должен быть справедлив для всех случаев, и признаки, приобретенные летним поколением, никогда не могли быть переданы зимнему поколению с самого начала.

Я не буду отрицать возможности того, что, если переменная наследственность впоследствии будет полностью подавлена на протяжении многих поколений, может наступить период, когда преобладающее влияние длинной серии летних поколений может в конечном счете сказаться

на зимнем поколении. В таком случае летние персонажи появились бы, вместо того чтобы оставаться скрытыми, как раньше. Таким образом, можно представить, что сначала лишь немногие, а затем более многочисленные особи приближаются к летней форме, пока, наконец, диморфизм полностью не исчезнет, новая форма, таким образом, не получит господства и вид снова не станет мономорфным. Такое предположение действительно может быть подкреплено некоторыми фактами, наблюдение *А. Леваны*, по-видимому, противоречащее теории, которая уже была истолкована в этом смысле. Я имею в виду тот факт, что в то время как некоторые бабочки зимнего поколения появляются в октябре в виде *Prorsa*, другие впадают в спячку и появляются следующей весной в виде *Levana*. Зимняя форма *Pieris Napi* также больше не сохраняет у женского пола поразительной окраски предковой формы *Bryoniae*, что может указывать на влияние зимнего поколения на многочисленные летние поколения. Двойная форма весеннего поколения*Papilio Ajax* может быть аналогичным образом объяснена постепенной сменой чередующейся наследственности на непрерывную, как уже упоминалось. Однако все эти случаи, возможно, допускают другую интерпретацию; во всяком случае, правильность этого предположения может быть подтверждена только дальнейшими фактами.

Между тем, даже если мы предположим, что приведенное выше объяснение верно, оно не будет применимо к отсутствию сезонного диморфизма в таких случаях, как у *Pararga Ægeria* и *Meione*, у которых появляется только *одно* летнее поколение, так что нельзя допустить преобладающего наследования летних признаков. Таким образом, следует искать другое объяснение, и я полагаю, что нашел его в том обстоятельстве, что названные бабочки впадают в спячку не в виде куколок, а в виде гусениц, так что зимний холод не оказывает прямого влияния на те процессы развития, посредством которых в куколке формируется совершенное насекомое. Именно от этого, по-видимому, зависит происхождение тех различий в окраске, которые мы обозначаем как сезонный диморфизм бабочек. Предыдущие эксперименты подтверждают большую вероятность этого утверждения. Из них мы знаем, что яйца, гусеницы и куколки всех сезонно диморфных видов, с которыми проводились эксперименты, совершенно одинаковы в летнем и зимнем поколениях, разница наблюдается только на стадии имаго. Далее, из этих экспериментов мы знаем, что температурные воздействия, воздействующие на гусениц, никогда не влекут за собой изменений у бабочек; и, наконец, что искусственное возникновение возврата летней формы к зимней может быть вызвано только воздействием на куколок.

Поскольку многие моногоневтические виды в настоящее время впадают в спячку в стадии гусеницы (например,*Satyrus Proserpina* и *Hermione*, *Epinephele Eudora*, *Furtina, Ithonus*, *Hyperanthus*, *Ida*, *& c.*), мы можем допустить, что в ледниковый период такие виды не проводили зиму в виде куколок. По мере того как климат становился теплее, и вследствие этого у многих из этих моногоневтических видов постепенно появлялось второе поколение, наступало (хотя и отнюдь не обязательно) нарушение зимнего зарождения, такого рода, что куколки, а не гусеницы, как раньше, впадали в спячку. Действительно, можно легко доказать*a priori*, что всякий раз, когда происходит нарушение зимнего зарождения, оно происходит только ретроспективно, то есть виды, которые когда—то проводили зиму в виде гусениц, впоследствии впадают в спячку в яйце, в то время как те, которые ранее впадали в спячку в виде куколок, впоследствии впадают в спячку в виде гусениц. Зарождение летнего поколения неизбежно должно быть отложено еще до конца лета, когда выводок вот-вот впадет в спячку; остаток лета, который служит для развития яиц и молодых гусениц, возможно, в этих условиях может оказаться недостаточным для окукливания, и виды, которые впадали в спячку в куколочном состоянии, когда они были моногоневтическими, возможно, проведут зиму в личиночном

состоянии после появления второго выводка. Нарушение такого рода мыслимо; но несомненно, что многие виды не претерпевают никаких дальнейших изменений в своем развитии, кроме превращения из моногоневтических в дигоневтические. Это следует из того факта, что гибернация происходит на стадии гусеницы у многих видов подсемейства *Satyridae*, которые в настоящее время являются дигоневтическими, а также у остальных моногоневтических видов того же подсемейства. Но мы не можем ожидать появления сезонного диморфизма у всех бабочек-дигоневтиков, зимнее поколение которых впадает в спячку в форме гусеницы, поскольку стадия куколки у этих видов испытывает почти одинаковые влияния температуры в обоих поколениях. Следовательно, мы приходим к выводу, что сезонный диморфизм должен возникать у бабочек всякий раз, когда куколки чередующихся годовых поколений в течение длительных периодов времени подвергаются совершенно различным регулярно повторяющимся изменениям температуры.

Факты согласуются с этим выводом, поскольку большинство бабочек, проявляющих сезонный диморфизм, впадают в спячку на стадии куколки. Таким образом, это относится ко всем*Пьеринам*, к *Папилио Махаону*, *П. Подалириусу* и *П. Аяксу*, а также к *Араскнии Леване*. Тем не менее, нельзя отрицать, что сезонный диморфизм встречается также у некоторых видов, которые впадают в спячку не в виде куколок, а в виде гусениц; как, например, у сильно диморфного *Plebeius Amyntas*. Но такие случаи можно объяснить и по-другому.

Опять же, формирование климатической разновидности — и в качестве таковой мы должны рассматривать сезонно—диморфные формы - ни в коем случае не зависит полностью от величины разницы между температурой, которая действует на куколок первичной формы, и той, которая действует на куколки вторичной формы; скорее, это зависит от абсолютной температуры, которую испытывают куколки. Это, без сомнения, следует из того факта, что многие виды, такие как наш обыкновенный ласточкин хвост (*Papilio Machaon*), а также *P. Podalirius*, обитающие в Германии и остальной части Европы с умеренным климатом, не демонстрируют заметной разницы в окраске между первым поколением, куколки которого впадают в спячку, и вторым поколением, период куколки у которого приходится на июль, тогда как те же бабочки на юге Испании и в Италии в небольшой степени сезонно диморфны. Бабочки, которые развиваются под влиянием летней жары на Сицилии, также демонстрируют небольшие климатические колебания. Следующее соображение проливает дополнительный свет на эти условия. Средние летние и зимние температуры в Германии различаются примерно на 14,9 ° C. Следовательно, эта разница гораздо более выражена, чем разница между немецким и сицилийским летом, которая составляет всего около 3,6 ° C. Тем не менее, зимнее и летнее поколения *P. Podalirius* похожи в Германии, в то время как сицилийское летнее поколение стало климатической разновидностью. Следовательно, причина этого изменения должна заключаться в небольшой разнице между средними летними температурами 15,0 ° R. (Берлин) и 19,4 ° R. (Палермо). В соответствии с этим, данная абсолютная температура, по-видимому, имеет тенденцию к изменению в определенном направлении, при этом необходимая температура различна для разных видов. Последнее утверждение подтверждается фактами, что, во-первых, у разных видов существуют очень разные степени различия между летней и зимней формами; и, во-вторых, многие дигоневтические виды все еще мономорфны в Германии, впервые став сезонно диморфными в Южной Европе. Так обстоит дело с *P. Machaon* и *P. Podalirius*, как уже упоминалось, а также с*Polyommatus Phlæas*. Зеллер в 1846-47 годах, во время своего путешествия по Италии, признал сезонно-диморфными в небольшой степени большое количество дневных чешуекрылых, которых нет в нашем климате.35

Аналогичным образом появление сезонного диморфизма у видов, которые, подобно *Plebeius Amyntas*, впадают в спячку не в виде куколок, а в виде гусениц, можно просто объяснить, предположив, что зимнее поколение было первичной формой и что повышения летней температуры со времени ледникового периода было достаточно, чтобы вызвать изменение этого конкретного вида путем постепенной интерполяции второго поколения. Диморфизм*P. Amyntas*, тем не менее, может быть объяснен другим способом. Таким образом, возможно, имело место нарушение периода развития уже указанным способом, когда виды, которые ранее впадали в спячку на стадии куколки, впоследствии были нарушены в ходе своего развития вмешательством летнего поколения и, следовательно, впали в спячку в состоянии гусеницы. При таких обстоятельствах мы должны учитывать нынешнюю зимнюю форму (вар. *Polysperchon*) как сформировавшийся под влиянием зимнего климата, причем у этой формы после предполагаемого нарушения в ее развитии не было причин изменяться, поскольку весенняя температура, при которой сейчас происходит ее окукливание, недостаточно высока. С другой стороны, интерполированное второе поколение, период куколки которого приходится на разгар лета, могло легко сформироваться в летнюю разновидность.

Это последнее объяснение в точности согласуется с первым, и оба начинаются с предположения, что в данном случае, как в случае с *A. Levana* и *Pierinae*, зимняя форма является первичной, так что диморфизм происходит от указанной зимней формы и порождает не зимнюю, а летнюю форму, как будет объяснено ниже. Возникла ли зимняя форма под действием зимней или весенней температуры, несущественно при оценке отдельных случаев, поскольку мы не в состоянии указать, какая температура необходима для того, чтобы вызвать трансформацию какого-либо конкретного вида.

Теоретически возможен и обратный случай, а именно, что у определенных видов летняя форма была первичной, и при распространении на север был достигнут климат, который все еще позволял производить два поколения, причем куколочная стадия одного поколения подвергалась воздействию зимних холодов и, таким образом, давала начало производству вторичной зимней формы. В таком случае зимняя спячка в состоянии куколки, несомненно, привела бы к сезонному диморфизму. Возникают ли эти состояния на самом деле, представляется мне крайне сомнительным; но, по крайней мере, можно с уверенностью утверждать, что первый случай встречается гораздо чаще. Прекрасные исследования Эрнста Хоффмана36 дают веские основания полагать, что подавляющее большинство европейских бабочек иммигрировали не с юга, а из Сибири. Из 281 вида 173, по словам Хоффмана, происходят из Сибири, 39 - из южной Азии и только 8 - из Африки, в то время как во время сильнейших холодов ледникового периода к северу от Альп существовало очень мало видов или, возможно, их вообще не было. Таким образом, большинство бабочек, обитающих сейчас в Европе, с момента своей иммиграции испытывали постепенно усиливающееся тепло. Поскольку у некоторых из этих видов развился сезонный диморфизм, летняя форма во всех случаях должна была быть вторичной, как показали эксперименты по реверсии *Pieris Napi* и *Araschnia Levana*.

Все известные мне сезонно-диморфные бабочки найдены в составленном Хоффманом списке сибирских иммигрантов, за исключением двух видов, а именно, *Euchloe Belemia*, который упоминается как африканский иммигрант, и*Pieris Krueperi*, который, возможно, прибыл через Малую Азию, поскольку в настоящее время он не продвинулся дальше на запад, чем Греция. Миграция с востока на запад не приводит к значительному изменению климата, так что

сезонный диморфизм *Pieris Krueperi* может зависеть только от причины, аналогичной той, которая повлияла на сибирских иммигрантов, то есть от постепенного повышения температуры в северном полушарии после ледникового периода. У этого вида также зимняя форма должна быть основной. В случае *E. Belemia*, с другой стороны, миграция на север из Африки, безусловно, указывает на переселение в более прохладный климат, что, возможно, привело к появлению вторичной зимней формы, даже если ничего более определенного утверждать нельзя. Мы ничего не знаем о периоде миграции в южную Европу; и даже миграция без изменения климата мыслима, если она шла в ногу с постепенным повышением температуры в северном полушарии после ледниковой эпохи. В этом случае решающими были бы только эксперименты. Если летнее поколение, вар.*Сублимация*, были бы первичной формой, было бы невозможно под действием холода на куколки этого выводка получить зимнюю разновидность *Белемии*, в то время как, с другой стороны, куколки зимнего поколения под влиянием тепла были бы вынуждены более или менее полностью вернуться к форме*сублимации*. Ни в коем случае нельзя понимать, что вид действительно вел бы себя подобным образом. Напротив, я придерживаюсь мнения, что и в этом случае зимняя форма является первичной. Миграция на север (из Африки в южную Испанию) была бы совершенно недостаточной, и зимняя форма в настоящее время встречается как в Африке, так и в Испании.

B.
О смене поколений.

Сезонный диморфизм уже был обозначен Уоллесом как смена поколений,37 термин, который нельзя оспаривать до тех пор, пока он ограничивается регулярной сменой непохожих поколений. Однако это определение мало что дает, если только не может быть доказано, что оба явления обусловлены сходными причинами и что, следовательно, они вызваны аналогичными процессами. Причины смены поколений до настоящего времени почти не исследовались из-за нехватки материала. Только Геккель совсем недавно подвергнул эти сложные явления тщательному исследованию и пришел к выводу, что различные формы метагенеза могут быть организованы в два ряда. Он различает прогрессивную и регрессивную серии, включающие в первую те виды, “которые в определенной степени все еще находятся на переходной стадии от моногенеза к амфигенезу (бесполому к половому размножению), и ранние прародители, из которых, следовательно, никогда не размножались исключительно половым путем” (*Trematoda*, *Hydromedusæ*). Под другой, или регрессивной формой метагенеза, Геккель включает “возврат от амфигенеза к моногенезу”, причем это относится ко всем тем видам, которые сейчас демонстрируют регулярное чередование амфигенеза с партеногенезом (*Aphides*, *Rotatoria*, *Daphniidae*, *Phyllopoda*и т.д.). По сути, я могу лишь полностью согласиться с Геккелем. Просто рассматривая известные в настоящее время явления чередования поколений, мне кажется вполне допустимым, что эти многообразные способы размножения должны были возникнуть по крайней мере двумя различными способами, которые можно точно сформулировать способом, предложенным Геккелем.

Я, однако, рискну принять несколько иной способ зачатия и рассматривать способ размножения (будь то половое или бесполое) не как определяющую, а лишь как вторичную причину. Далее я рискну разделить явления чередующихся поколений (в их широком смысле) на две основные группы в соответствии с их происхождением, обозначив случаи одной группы как истинный метагенезис, а случаи другой - как гетерогенез.38 Метагенез берет свое начало из филетического ряда непохожих форм, в то время как гетерогенез берет начало из филетического ряда сходных форм — этот ряд, насколько мы можем судить в настоящее время, всегда состоит из сходных половых поколений. Таким образом, первое почти совпадало бы с прогрессивным подходом Геккеля, а второе - с его регрессивным метагенезисом. В дальнейшем метагенез может возникать различными путями. Во-первых, от метаморфоза, как, например, при размножении знаменитой *Cecidomyia* личинками-кормилицами. Способность, которой обладают эти личинки к бесполому размножению, очевидно, была приобретена как вторичный признак, как явствует из того факта, что существует много видов того же рода, личинки которых не выкармливают, причем сами эти личинки, несомненно, являются вторичными формами, получившимися в результате приспособления этой стадии филетического развития к образу жизни, сильно отличающемуся от образа жизни более поздних стадий. В той форме, в которой сейчас находятся эти личинки, они никогда не могли представлять собой заключительную стадию своего онтогенеза, равно как и не могли ранее обладать способностью к половому размножению. Вывод кажется неизбежным, что метагенез здесь произошел от метаморфозы; то есть одна стадия онтогенеза, приобретя бесполое размножение, превратила первоначально существовавшую метаморфозу в метагенез.

Лаббок39, несомненно, прав, когда в случаях, подобных только что упомянутому, он пытается вывести смену поколений из метаморфозы. Но если мы исключим гетерогенез, все еще остается большое количество случаев истинного метагенеза, которые не могут быть объяснены с этой точки зрения.

Следует согласиться с Геккелем, что смена поколений у гидромедуз и трематод не зависит, как в случае с*Cecidomyia*, от того, что личинки приобрели способность к вскармливанию, но что низшие стадии этих видов всегда обладали этой способностью, которую они теперь только сохраняют. Существующие в настоящее время личинки трематод-кормилиц, возможно, раньше были способны размножаться также половым путем, этот способ размножения в настоящее время перенесен на более позднюю филетическую стадию. Следовательно, в данном случае метагенез не был должным образом вызван метаморфозом, а возник вследствие него в ходе филетического развития, на более ранних филетических стадиях отказавшись от способности к половому размножению и сохранив бесполый способ размножения. Третий способ, которым может возникнуть метагенез, - это полиморфоз. Когда последнее сочетается с бесполым размножением, как это особенно характерно для Hydrozoa, из этого может вытекать метагенез. В этих случаях отправной точкой для смены поколений служат не последовательные стадии трансформации одной и той же физиологической особи, а различные современные формы, живущие стадно, на которые разделился вид в результате функциональной дифференциации различных особей одного и того же вида. Здесь образуются особи, которые одни приобретают способность к половому размножению, и таким образом осуществляется метагенез, причем эти особи отделяются от стада, от которого они произошли, в то время как остальные особи остаются в сочетании и сохраняют бесполый способ размножения. В противном случае нельзя

провести четкого различия между этим и ранее рассмотренными случаями.40Разница состоит только в том, что весь цикл размножения осуществляется одним подвоем; оба класса имеют тот общий характер, что различные филетические стадии никогда не проявляются у одной и той же особи (метаморфоза), но в ходе дальнейшего филетического развития одновременно возникает метагенез, то есть разделение этих стадий между последовательностью особей. Таким образом, мы можем отличить этот *первичный метагенез* от *вторичного метагенеза,* возникающего в результате метаморфозы.

В мои намерения здесь не входит вдаваться в конечные причины метагенеза; в этом вопросе мы сможем продвинуться вперед, только выдвигая расплывчатые гипотезы. Явление сезонного диморфизма, с которым в основном имеет дело эта работа, очевидно, очень далеко от метагенеза, и именно для того, чтобы прояснить это, были приведены предыдущие наблюдения. Общие черты в происхождении метагенеза следует искать, согласно изложенным ранее взглядам, в фактах, что здесь способность к бесполому и половому размножению всегда распределена между*несколькими* филетическими стадиями развития, которые сменяют друг друга в восходящем ряду (прогрессивный метагенезис Геккеля), тогда как я нахожу различия только в том факте, что способность к бесполому размножению может быть (в метагенезе) либо вновь приобретена (личинка *Cecidomyia*), либо сохранена с предыдущих возрастов (*гидроида*). Похоже, что в этом процессе половое размножение без исключения утрачивается более ранними и остается ограниченным исключительно самыми последними стадиями.

Из исследований сезонного диморфизма следует, что цикл поколений может возникать совершенно по-другому. В этом случае ряд поколений, изначально похожих друг на друга, становятся непохожими из-за внешних воздействий. Это представляется мне чрезвычайно важным, поскольку сезонный диморфизм, без сомнения, тесно связан с тем способом размножения, который до сих пор исключительно обозначался как гетерогенез, и знание способа его возникновения должно, следовательно, пролить свет на природу и происхождение гетерогенеза в целом.

При сезонном диморфизме, как я пытался показать, это прямое воздействие климата, и действительно, главным образом температуры, которое вызывает смену некоторых поколений. Поскольку эти поколения подвергались попеременному влиянию летней и зимней температуры, развился периодический диморфизм — регулярный цикл непохожих поколений. Уже утверждалось, что последовательные поколения вида ведут себя в отношении наследственности точно так же, как на этапах онтогенеза, и в то же время такие последующие поколения указывают на параллелизм между метаморфозом и гетерогенезом. Если на какой-либо конкретной стадии развития действуют влияния, способные прямо или косвенно вызывать изменения, эти изменения всегда передаются на одну и ту же стадию. От этого зависит метаморфоза. Точно таким же образом изменения, которые периодически происходили в определенных поколениях (например, 1, 3, 5), передаются только этим поколениям, а не промежуточным. От этого зависит гетерогенез. Мы только что пришли к пониманию гетерогенеза благодаря циклической наследственности, благодаря тому факту, что цикл возникает всякий раз, когда ряд поколений существует под регулярно чередующимися влияниями. В этом цикле вновь приобретенные изменения, какими бы незначительными по своему характеру они ни были вначале, передаются только более позднему, а не последующему поколению, проявляясь только в одном соответствующем, то есть в том поколении, которое существует под подобными преобразующими влияниями. Ничто не может более ясно показать

чрезвычайное значение, которое условия жизни должны иметь для образования и дальнейшего развития видов, чем этот факт. В то же время ничто так хорошо не показывает, что действие этих условий проявляется не внезапно и неистово, а скорее происходит путем небольших и медленных операций. В этих случаях длительное накопление незаметно малых вариаций оказывается волшебным средством, с помощью которого так мощно формируются формы органического мира. Путем приложения даже самого сильного тепла никто не смог бы превратить зимнюю форму *A. Levana* в летнюю; тем не менее летнее тепло, регулярно воздействующее на второе и третье поколения в году, в течение более длительного периода придало этим двум поколениям новую форму, не изменив при этом первое поколение. В одном и том же регионе были выведены две разные климатические разновидности (точно так же, как в большинстве случаев климатические разновидности встречаются только в отдельных регионах), которые чередуются друг с другом и, таким образом, дают начало циклу, в котором каждое поколение размножается половым путем.

Но даже если сезонный диморфизм следует приписать гетерогенезу, ни в коем случае нельзя утверждать, что те случаи циклического распространения, которые до сих пор обозначались как гетерогенез, полностью идентичны сезонному диморфизму. Их идентичность распространяется только на их происхождение и способ развития, но не на способ действия причин, вызывающих их трансформацию. Оба явления имеют общий способ возникновения, являясь результатом сходных (мономорфных) половых поколений и хода развития, цикла поколений с постепенно расходящимися признаками, возникающими под действием чередующихся влияний. С другой стороны, природа изменений, которыми вторичное зарождение отличается от первичного, может быть отнесена к другому способу действия возбуждающих причин. При сезонном диморфизме различия между двумя поколениями гораздо меньше, чем в других случаях гетерогенеза. Эти различия как количественно меньше, так и в равной степени качественны, затрагивая только признаки биологической незначимости.41 Рассматриваемые вариации в основном ограничены маркировкой и окраской крыльев и тела, иногда затрагивая также форму крыла, а в некоторых случаях и размер тела (*Plebeius Amyntas*), в то время как строение тела — по крайней мере, пока продолжаются мои исследования — кажется одинаковым в обоих поколениях.42

Положение дел совершенно иное в остальных случаях гетерогенеза; здесь вся структура тела, по-видимому, более или менее изменена, и его размеры часто сильно различаются, почти все внутренние органы различаются в двух поколениях. Согласно Клаусу,43 “мы едва ли можем найти какое—либо другое объяснение способа возникновения гетерогенеза, кроме постепенной и медленной благоприятной адаптации организации к важным изменяющимся условиям жизни” - суждение, в котором этот автор, безусловно, прав. Во всех таких случаях изменение затрагивает не второстепенные признаки, как это происходит у бабочек, а части, имеющие биологическую или физиологическую ценность; и поэтому мы не можем считать, что такие изменения произошли в результате *прямого* действия изменившихся условий жизни, но *косвенно* через естественный отбор или адаптацию.

Таким образом, различие между сезонным диморфизмом и другими известными случаями гетерогенеза состоит во вторичной форме, в которой вид появляется в первом случае в результате прямого действия внешних условий, в то время как во втором эта форма, скорее всего, возникает в результате косвенного действия таких влияний. Только первая половина приведенного выше утверждения может быть предварительно доказана, но в высшей степени

вероятно, что вторая половина также верна. Естественно, мы не можем сказать, в какой степени прямое действие внешних условий также играет роль в истинном гетерогенезе, поскольку до сих пор не было проведено никаких экспериментов по его происхождению. Что прямое действие, действующее в определенной степени совместно, играет лишь второстепенную роль, в то время как главную причину изменений следует искать в адаптации, никто не может сомневаться, если иметь в виду, например, способ размножения, открытый Лейкартом у *черной аскариды*. У этого червя одно поколение живет свободно в воде, а другое поколение обитает в легких лягушек, причем два поколения отличаются друг от друга размерами тела и строением внутренних органов в степени, возможной только у настоящей нематоды.

Чтобы предотвратить возможное недопонимание, позвольте, наконец, отметить — даже если это излишне, — что изменения, вызывающие разнообразие двух поколений в сезонном диморфизме и гетерогенезе, не имеют такой природы, чтобы к ним можно было придавать значение различным “специфическим признакам”. Хорошо известно, что четко определенные специфические признаки не встречаются обычно, и поэтому было бы ошибочно придавать мало значения различиям в сезонном диморфизме, поскольку они в основном заключаются в окраске и маркировке крыльев. Рассматриваемый здесь вопрос заключается не в том, имеют ли две формы животных ценность вида или просто разновидности — вопрос, который никогда не может быть решен, поскольку ответ всегда зависит от индивидуального мнения о ценности рассматриваемых различий, а идея как вида, так и разновидности, кроме того, чисто условна. Вопрос, скорее, заключается в том, обладают ли отличительные признаки одинаковым постоянством, то есть передаются ли они с одинаковой силой и точностью всем индивидам; и проявляются ли они, следовательно, таким образом, что их можно практически использовать как специфические признаки. В связи с этим ни на минуту не может быть сомнения в том, что окраска и маркировка бабочки обладают точно таким же значением, как и постоянные признаки у любой другой группы животных, такие как складки неба у мышей, строение зубов у млекопитающих, количество и форма перьев крыльев и руля у птиц и т.д. Нам остается только вспомнить, с каким удивительным постоянством часто самые мельчайшие детали маркировки передаются у бабочек. Систематик часто проводит различие между двумя почти родственными видами, как, например, у*Lycænidae*, главным образом по расположению некоторых незначительных черных пятен на нижней стороне крыла (*самка P. Alexis* и *P. Agestis*); и этого диагноза оказывается достаточно, поскольку у *P. Alexis*, у которого пятна расположены прямым рядом, гусеница отличается от *P. Agestis*, у которой центральное пятно находится ближе к основанию заднего крыла!

По только что приведенным причинам я утверждаю, что не оправданно и не полезно обозначать ди- и полиморфизм бабочек как ди- и полихроизм и, таким образом, придавать этим явлениям незначительное значение.44 Это обозначение было бы оправдано только в том случае, если бы различия в цвете были вызваны иными причинами, чем различия в форме, используя это последнее слово в узком смысле. Но было показано, что то же самое прямое воздействие климата, которое вызывает появление новых окрасов, вызывает также у некоторых видов различия в форме (контур крыла, размер и т.д.); в то время как, с другой стороны, давно известно, что многие защитные окрасы могут быть объяснены только косвенным воздействием внешних условий.

Когда я поднимаю вопрос о различии в природе изменений между сезонным диморфизмом и остальными известными случаями гетерогенеза, это следует понимать как относящееся только

к биологическому или физиологическому результату изменений в самом трансформированном организме. При сезонном диморфизме заметным изменениям подвергаются только незначительные признаки, которые не имеют значения для благополучия вида; в то время как при истинном гетерогенезе мы вынуждены признать, что произошли полезные изменения, или адаптации.

Гетерогенез, таким образом, может быть определен либо в соответствии с моим предложением, либо в принятой до сих пор манере, поскольку его можно рассматривать как более морфологическую, чем циклическую последовательность по-разному сформированных половых поколений; или, по Клаусу, как последовательность разных половых поколений, “живущих в разных условиях существования” — определение, которое во всех случаях применимо к сезонному диморфизму. Различные условия существования в самом широком смысле являются результатом действия различных климатических условий; и недавно стал известен случай, в котором чрезвычайно вероятно, что климатические различия времен года вызвали цикл поколений, оказывая влияние на процессы питания. Этот случай вполне аналогичен тому, который мы наблюдали при сезонном диморфизме бабочек, но с той разницей, что разница между зимним и летним поколениями, по крайней мере полностью, заключается не в форме репродуктивной взрослой особи, а почти полностью в ее онтогенезе — в способе ее развития. Сравнение этого случая с аналогичным явлением у бабочек может представлять интерес. У замечательной пресноводной дафнии,*Leptodora hyalina* Lillejeborg, было доказано несколько лет назад П. Э. Мюллером,45, который изучал онтогенез, что это последнее было прямым, поскольку эмбрион, прежде чем покинуть яйцеклетку, уже обладает формой, членами и внутренними органами взрослой особи. Так было, по крайней мере, в случае с летними яйцами. Впоследствии Sars46 показал, что этот способ развития применим только к летнему выводку: из зимних яиц весной образуется эмбрион, который обладает только тремя первыми парами конечностей и, вместо сложных глаз, только одним лобным глазом, таким образом, сначала ненадолго демонстрируя строение *науплиуса*, и постепенно приобретая строение *лептодоры*. Зрелая форма, полученная из зимних яиц, не отличается от более поздних поколений, за исключением наличия простого личиночного глаза, который выглядит как маленькое черное пятнышко. Поколения, когда они полностью развиты, таким образом, различаются только этой мелкой маркировкой, но летнее поколение подвергается непосредственному развитию, в то время как зимнее поколение, напротив, развивается только путем метаморфозы, начиная с простейшего типа ракообразных и, таким образом, справедливо представляя филетическое развитие вида. Таким образом, в данном случае мы видим сочетание метаморфического и прямого развития, происходящего в определенной степени на наших глазах. Невозможно с уверенностью доказать, какова может быть причина этого явления, но почти неизбежно возникает предположение, что оно тесно связано с происхождением сезонного диморфизма бабочек, поскольку и то, и другое зависит от чередующихся климатических воздействий лета и зимы: наиболее вероятно, что эти влияния непосредственно47 привели к сокращению периода развития летом. Таким образом, мы имеем здесь случай гетерогенеза, который двояко связан с сезонным диморфизмом бабочек: во— первых, потому, что цикл поколений и в этом случае вызывается прямым действием внешних условий жизни; и, во-вторых, зимняя форма здесь также является первичной, а летняя - вторичной.

В соответствии с идеей, впервые введенной в науку Рудольфом Лейкартом, мы до сих пор понимали гетерогенез только как чередование непохожих половых поколений. С этой точки

зрения размножение *лептодоры* можно так же мало приписать гетерогенезу, как и размножение *тли* или *дафнии*, хотя очевидное агамное размножение зимнего и части летнего поколения, несомненно, является партеногенезом, а не размножением путем кормления грудью.48Однако, как уже было сказано, я бы не придавал принципиального значения критерию агамного размножения — тем более, что мы не осведомлены о физиологическом значении двух способов размножения; и далее, потому что этот принцип классификации является полностью внешним и ценен лишь постольку, поскольку его нельзя заменить лучшим. Разделение способов циклического распространения в соответствии с их генезисом представляется мне — особенно если это практически осуществимо — не само по себе более ценным, но единственно правильным, и для этого знание происхождения сезонного диморфизма, как мне кажется, предоставляет возможный метод.

Если, как было указано выше, мы обозначим как метагенез (в узком смысле) все те случаи, в которых следует признать, что ряд филетических стадий разного возраста послужил отправными точками, а как гетерогенез те случаи, в которых сходные филетические стадии были вынуждены производить цикл поколений периодическим действием внешних воздействий, то ясно, что таким образом сфера гетерогенеза значительно расширяется и в то же время резко и точно определяется.

Таким образом, под гетерогенезом понимается не только,как это было до сих пор, размножение *аскариды черной*, *аппендикулярной*лептодоры и вшей крупного рогатого скота, но также размножение *тлей*, *кокцидий*, *дафниид*, *Rotatoria* и *филлопод*, короче говоря, всех тех случаев, в которых мы можем определить первоначальную идентичность двух видов поколений на основании их форма, анатомическое строение и способ размножения. Этот вывод, по существу, подтверждается сравнением наиболее близкородственных видов. Так, например, когда мы видим, что род*Aphis* и его союзники со всех сторон связаны с насекомыми, которые размножаются половым путем во всех поколениях, и когда мы далее наблюдаем большое сходство всего внешнего и внутреннего строения у двух видов поколений *Aphis*, мы вынуждены предположить, что кажущееся бесполое размножение *Aphidae* на самом деле является партеногенезом, т. е. Что оно развилось из полового размножения. Также больше нельзя оспаривать тот факт, что в этом случае, а также в случае с *Leptodora* и другими *дафниидами*, одна и та же самка поочередно размножается партеногенетически и производит яйца, требующие оплодотворения. Это было установлено Фон Гейденом49 несколько лет назад в случае с *Lachnus Querci*, и с тех пор подтверждено Бальбиани.50

Не может быть никаких сомнений в том, что во всех этих случаях цикл поколений развился из филетически сходных поколений. Но, безусловно, возможны примеры, которые проявляются с меньшей ясностью и простотой. Во-первых, мы не знаем, не может ли партеногенез окончательно перейти в полное бесполое размножение. Если бы это было так, то вполне возможно, что из гетерогенеза в конечном счете возник бы способ размножения, который, по-видимому, был бы неотличим от чистого метагенеза. Такое положение дел могло бы возникнуть, если бы поколения, перешедшие к бесполому размножению (как, например, у растительных вшей), в то же время путем адаптации к изменяющимся условиям жизни претерпели значительные изменения в структуре и вступили в метаморфозу, в некоторой степени регрессивную. Тогда мы были бы склонны рассматривать эти поколения как более раннюю филетическую стадию, в то время как на самом деле они были бы более поздней стадией, и идея метагенеза, таким образом, сформировалась бы по образцу гетерогенеза.

С другой стороны, в равной степени возможно, что гетерогенез мог развиться из истинного метагенеза в случае личинок, которые, приобретя способность к бесполому размножению, сходны по функциям с половозрелыми насекомыми. Такая возможность на первый взгляд не очевидна. Если бы личинки-кормилицы*Cecidomyiae* были так же похожи на половых насекомых, как молодые прямокрылые на половозрелые формы, мы не знали бы, считать ли их деградировавшими половыми насекомыми или настоящими личинками, достигшими способности к бесполому размножению. Их размножение можно было бы рассматривать как партеногенез; и поскольку нельзя отрицать, что гетерогенез здесь был налицо, можно было бы доказать способ развития их особого вида размножения, т. Е. Продемонстрировать, что поколения, которые сейчас являются партеногенетическими, раньше были просто репродуктивными личиночными стадиями.

Я привел эти последние наблюдения только для того, чтобы показать, на какой неопределенной почве мы все еще стоим в отношении этого предмета всякий раз, когда имеем дело со значением того или иного конкретного случая, и как много еще предстоит сделать. Представляется несомненным, что две формы циклического размножения, гетерогенез и метагенезис, возникают совершенно разными путями, так что следует признать, что при этих обстоятельствах представление о существующих условиях, относящихся к истинному генезису, может быть ошибочным. Указать способ, которымциклический способ распространения возник в каком-либо отдельном случае, было бы возможно только путем поиска доказательств и полного знания существующих фактов в дополнение к экспериментам.

VI.
Общие выводы.

Я не буду здесь приводить повторение и краткое изложение результатов, полученных в отношении сезонного диморфизма, а скорее общие выводы, сделанные на основе этих результатов; и в то же время я могу воспользоваться возможностью поднять некоторые вопросы, которые до сих пор не нашли выражения или были сформулированы лишь кратко и вскользь.

Прежде всего, следует признать, что различия особой ценности могут возникать только в результате прямого действия внешних условий жизни. В истинности этого утверждения не может быть никаких сомнений после того, что было выше сказано относительно различия между двумя формами любого сезонно диморфного вида. Лучшее доказательство представлено более старыми систематиками, которым генетическое родство двух форм было неизвестно, и которые, руководствуясь непредвзятой систематикой, во многих случаях указывали на их различие отдельными специфическими названиями. Так было в случае с*Araschnia Levana* и *Prorsa*, *Euchloe Belia* и *Ausonia*, *E. Belemia* и *Glauce*, *Plebeius Polysperchon* и *Amyntas*. При наличии этих фактов едва ли можно сомневаться в том, что новые виды могут образовываться указанным способом; и я полагаю, что так было и остается до сих пор, по крайней мере, в значительной степени с бабочками; тем более с этими насекомыми, потому что яркие цвета и

отметины на крыльях и теле, в большинстве случаев не имеющие биологического значения, бесполезны для сохранения особи или вида и, следовательно, не могут быть объектами естественного отбора.

Дарвин, должно быть, получил четкое представление об этом, когда попытался приписать появление отметин у бабочек половому, а не естественному отбору. Согласно этой точке зрения, каждый новый цвет или отметина впервые появляются у представителей одного пола случайно,51 и закрепляются там тем, что другой пол предпочитает старую окраску. Когда новое украшение становится постоянным (например, у самца), Дарвин предполагает, что оно передается самке по наследству, частично или полностью, или не передается вовсе; так что вид, следовательно, остается более или менее сексуально диморфным или (в результате полного переноса) снова становится сексуально мономорфным.

Допустимость такого различного и, в определенной степени, произвольно ограниченного наследования уже была признана. Здесь возникает вопрос, прав ли Дарвин, когда он таким образом приписывает всю окраску бабочек половому отбору. Происхождение сезонного диморфизма, как мне кажется, противоречит этой точке зрения, какой бы соблазнительной и грандиозной ни казалась последняя. Если столь важные различия, как те, которые существуют между летней и зимней формами многих бабочек, могут быть вызваны прямым воздействием изменившегося климата, было бы крайне опасно приписывать большое значение половому отбору в данном конкретном случае.

Принцип полового отбора представляется мне неоспоримым, и я не стану отрицать, что он также эффективен в случае бабочек; но я полагаю, что в качестве окончательного объяснения окраски можно обойтись без этого фактора, поскольку мы видим, что значительные изменения окраски могут происходить и без влияния полового отбора.52

Теперь возникает вопрос, насколько далеко простирается преобразующее влияние климата? Когда вид трансформируется в результате изменения климата до такой степени, что его новая форма приобретает систематическую ценность нового вида, возвращается ли он к своей более старой форме путем переселения в старые климатические условия? или же при таких обстоятельствах она снова трансформировалась бы по-новому? Этот вопрос не лишен важности, поскольку в первом случае климатические влияния не имели бы большого значения для формирования видов и результатом было бы самое большее колебание между двумя крайностями. Точно так же, как у сезонно диморфных видов летние и зимние формы теперь чередуются друг с другом каждый год, точно так же формы, порожденные теплом и холодом, затем чередовались бы в более длительные периоды истории земли. Другие группы животных, несомненно, изменяются под действием различных климатических влияний; но у бабочек, как я полагаю, я доказал, главную роль играет температура, а поскольку она колеблется лишь в довольно узких пределах, она не допускает больших различий в окраске.

Таким образом, напрашивается вопрос, колеблются ли виды бабочек только между двумя формами, или же климатические изменения, когда они достаточно велики, чтобы вызвать вариации, снова не порождают новую форму. Поскольку эксперименты по реверсии с сезонно диморфными бабочками, по-видимому, соответствуют последней точке зрения, я полагаю, что это следует признать. Я придерживаюсь мнения, что старая форма никогда снова не возникает в результате изменения климата, а всегда возникает новая; так что одного периодически повторяющегося изменения климата достаточно в течение длительного периода времени,

чтобы допустить возникновение новых видов друг от друга. Так, по крайней мере, может быть в случае с бабочками.

Мои взгляды в основном основаны на теоретических соображениях. Уже было подчеркнуто, как это непосредственно вытекает из экспериментов, что температура не действует на физическое строение особи так же, как кислота или щелочь на лакмусовую бумажку, т. е. Что одна и та же особь не производит ту или иную окраску и отметины в зависимости от того, подвергается она воздействию тепла или холода; скорее, климат, когда он аналогичным образом влияет на многие последующие поколения, постепенно вызывает такие изменения в физическом строении вида, что это проявляется в других цветах и отметинах. Теперь, когда это вновь приобретенное физическое строение, установившееся, как мы можем допустить, в течение длительного ряда поколений, снова подвергается постоянному изменению климата, это влияние, даже если оно в точности аналогично тому, которое оказывалось в период первой формы вида, никак не может воспроизвести эту первую форму. Природа внешних условий может быть одинаковой, но не таково физическое строение вида. Точно так же, как *Pieris* (как уже было показано), *Lycæna* или *Satyrus*производят совершенно различные разновидности под трансформирующим влиянием одного и того же климата, так и вариации, происходящие от трансформированных видов в нашем настоящем случае после наступления первичного климата, должны отличаться от этой первичной формы вида, хотя, возможно, и в меньшей степени. Другими словами, если бы только два разных климата чередовались друг с другом в течение геологических периодов земли, то каждый вид бабочек, подверженный этим изменениям климата, дал бы начало бесконечному ряду различных специфических форм. Разница в климате в действительности была бы больше,чем предполагалось, и для любого данного вида климатические колебания происходили бы не только из-за периодического смещения эклиптики, но также из-за геологических изменений и миграций самого вида, так что непрерывная смена видов должна была происходить из-за этой единственной причины изменения климата. Когда мы примем во внимание, что многие виды, вымершие в других местах, стали сохраняться локально, и когда, далее, к ним мы добавим те местные формы, которые возникли в результате предотвращения скрещивания (амиксия), и, наконец, примем во внимание важные эффекты полового отбора, мы больше не сможем удивляться огромному количеству видов бабочек, с которыми мы сейчас встречаемся на земле.

Если кто-либо из моих экспериментов с сезонно-диморфными бабочками склонен заключить, что вторичный вид при воздействии того же климата, что и породивший его, должен вернуться к первичному, то он забывает, что этот возврат к зимней форме есть не что иное, как реверсия, то есть внезапное возвращение к первичной форме в силу особых законов наследования, а ни в коем случае не постепенное повторное приобретение этой первичной формы под постепенным влиянием первичного климата. Возврат к зимней форме происходит также под воздействием других факторов, таких как, например, высокая температура. Реверсии такого рода, зависящие от законов наследственности, несомненно, происходят в тех случаях трансмутации, которые не чередуются с первичной формой, как при сезонном диморфизме, а происходят непрерывно. Однако в таких случаях они, вероятно, подавлялись бы быстрее, чем при сезонном диморфизме, где постоянное чередование первичной и вторичной форм всегда должно поддерживать тенденцию последней к образованию первой.

Что приведенный выше вывод верен — что вторичный вид, подвергаясь воздействию внешних условий, под влиянием которых возникла первичная форма, больше не возвращается к

последней, — доказывается опытом с растениями. Ботаники[53] уверяют нас, “что культурные расы, которые становятся дикими и таким образом возвращаются к своим прежним условиям жизни, изменяются не в первоначальную дикую форму, а в какую-то новую”.

Второй момент, который, как мне кажется, проясняется сезонным диморфизмом, - это происхождение изменчивости. Уже было наглядно показано, что вторичные формы по большей части значительно более изменчивы, чем первичные. Из этого следует, что сходные внешние воздействия либо вызывают различные изменения у разных особей вида, либо же изменяют всех особей одинаковым образом, причем изменчивость возникает только из-за неодинакового времени, в течение которого особи подвергаются внешнему воздействию. Последнее, несомненно, имеет место, как явствует из различий, которые демонстрируют различные особи вторичной формы. Это всегда различия только в степени, а не в виде, как, возможно, наиболее отчетливо демонстрирует очень изменчивая *A. Prorsa* (летняя форма), у которой все встречающиеся вариации отличаются только более или менее отсутствующей маркировкой *Levana* и, в то же время, более или менее приближающейся к чистой маркировке *Prorsa*; но изменений в совершенно ином направлении никогда не происходит. Аналогичным образом, далее очевидно, как было упомянуто выше, что родственные виды и роды и даже целые семейства (*Pieridae*) изменяются сходными внешними вызывающими причинами таким же образом или, лучше, в том же направлении.

В соответствии с этими фактами можно сформулировать закон, согласно которому, по крайней мере, у бабочек все особи вида реагируют на одни и те же внешние воздействия сходными изменениями и что, следовательно, изменения, вызванные климатическими воздействиями, принимают определенное направление, определяемое физическим строением вида. Когда, однако, новые климатические формыбабочек, у которых естественный отбор полностью исключен, а природа самого вида определенно определяет направление изменений, тем не менее проявляют изменчивость с самого начала, мы можем рискнуть заключить, что всякая трансформация вида обычно начинается с изменения его признаков. Но когда мы обнаруживаем, что первичные формы бабочек всегда гораздо более постоянны, это показывает, что продолжающееся скрещивание особей вида в определенной степени уравновешивает колебания формы. Оба факта, взятые вместе, подтверждают закон, ранее изложенный мной,[54] согласно которому у каждого вида период изменчивости чередуется с периодом (относительного) постоянства, причем последний указывает на кульминацию, а первый - на начало или конец его развития. Я здесь напоминаю об этом законе, потому что факты, которые я выдвинул в то время, а именно история филетического развития ископаемых раковин Штайнхайма, изложенная Гильгендорфом, с тех пор стали несколько сомнительными, и можно было бы легко склониться к тому, чтобы зайти слишком далеко в недоверии к ним и вообще отказаться придавать им какой-либо вес.[55]

В только что указанном эссе я проследил происхождение определенного класса локальных форм до местной изоляции. Я попытался показать, что, когда вид оказывается в изолированном районе в состоянии (периоде) изменчивости, он обязательно должен приобретать там несколько отклоняющиеся признаки, поскольку ему препятствуют скрещиванию с особями из других регионов, или, что почти то же самое, должна возникнуть местная форма. Это образование локальных форм является результатом того, что различные вариации, которые в настоящее время составляют изменчивость вида, всегда были бы в различной количественной пропорции в изолированном районе по сравнению с другими регионами; и далее, потому что

постоянство достигается путем скрещивания этих (изолированных) разновидностей между собой; так что результирующей различных компонентов является (локальная) изменчивость. Если компоненты непохожи, то и результат тоже будет другим, и, таким образом, с теоретической точки зрения, мне кажется, нет никаких препятствий на пути получения таких локальных форм с помощью процесса ‘амиксии’. Я полагаю, что далее я показал, что многочисленные местные формы могут возникнуть в результате этого процесса превентивного скрещивания, хотя они не могут быть объяснены действием климатических влияний.

То, что я не отрицаю существование истинных климатических форм, признавая этот принцип "амиксии", как это часто представлялось, достаточно ясно видно из рассматриваемого трактата. Возникает, однако, вопрос, не могут ли климатические воздействия также вызывать формы ‘амиксии’, делая вид изменчивым. В настоящее время было бы трудно принять окончательное решение по этому вопросу. Если, однако, во всех случаях изменение в определенном фиксированном направлении происходило под влиянием климата, форма не могла возникнуть в результате "смешения" такой изменчивости, поскольку компоненты могли бы тогда давать результаты, отличающиеся только по степени, а не по виду. Но мы пока не в состоянии распространить наши исследования на такие тонкие различия.

В качестве окончательного и немаловажного результата этих исследований я могу еще раз настаивать на том, что разнородные влияния, когда они попеременно воздействуют на длинный ряд изначально схожих поколений в регулярно повторяющихся изменениях, модифицируют только соответствующие поколения, а не промежуточные. Или, более кратко, циклически действующие причины изменений вызывают циклически повторяющиеся изменения: под их влиянием серии мономорфных поколений формируются в цикл ди- или полиморфных поколений.

Здесь нет необходимости возвращаться к непосредственным доказательствам вышеупомянутого закона. В последнем, однако, заключается вопрос — не является ли цикл поколений, порождаемый циклической наследственностью, в конечном счете эквивалентным гомохронной наследственности Дарвина и Геккеля, которая формирует онтогенетические стадии в цикл? Возможно, что с этого момента в будущем можно будет проникнуть в природу процессов наследственности, которые все еще так неясны, и оба явления проследить до одной и той же причины, о которой сейчас можно только догадываться, но не понимать ясно.

Наконец, наиболее общий и пока главный результат этих исследований, как мне кажется, заключается в заключении, которое может быть сформулировано следующим образом: Вид изменяется только под влиянием меняющихся внешних условий жизни, это изменение происходит в определенном направлении, которое полностью зависит от физической природы изменяющегося организма и различно у разных видов или даже у двух полов одного и того же вида.

Я так мало расположен говорить в пользу неизвестной преобразующей силы, что могу здесь снова настаивать на том, что трансформация вида лишь частично зависит от внешних воздействий и частично от специфического строения конкретной формы. Я называю эту конституцию ‘специфической’, поскольку она реагирует на ту же самую провоцирующую причину способом, отличным от конституции другого вида. В целом мы можем составить четкое представление, почему это должно быть так; ибо у другого вида не только наблюдается другой вид скрытой жизнедеятельности, но и у каждого вида разная история развития. Следует

признать, что с самого раннего периода формирования организма и на протяжении всех его промежуточных стадий установившиеся свойства, такие как рост, питание или тенденция к развитию, были переданы существующим в настоящее время видам, каждый из которых в известной степени несет в себе эти тенденции. Именно эти врожденные тенденции определяют внешний и внутренний облик вида в каждый период его жизни и которые своей реакцией на внешние факторы представляют собой жизнь как индивида, так и вида в целом. Поскольку сумма этих унаследованных тенденций должна более или менее различаться у каждого вида, таким образом объясняется не только различный внешний вид видов, а также их физиологическое и биологическое разнообразие, но из этого с необходимостью следует, что разные виды должны по-разному реагировать на те внешние причины, которые имеют тенденцию вызывать изменение их формы.

Итак, этот последний вывод эквивалентен утверждению, что каждому виду в силу его физического строения (в определенном смысле) присущи определенные фиксированные способности к вариации, которые, очевидно, чрезвычайно многочисленны в случае каждого вида, но не безграничны; они допускают широкий диапазон действия естественного отбора, но они также ограничивают его функции, поскольку они, безусловно, сдерживают ход развития, каким бы широким оно ни было. Я в другом месте ранее настаивал на56 том, что слишком мало приписывается роли физического строения видов в истории их трансформации, когда ход этой трансформации целиком приписывается внешним условиям. Дарвин, безусловно, признает важность этого фактора, но только в той мере, в какой это касается индивидуальных вариаций, природа которых, по его мнению, зависит от физического строения вида. Я полагаю, однако, что в этом направляющем влиянии кроется точная причина, по которой при самых благоприятных внешних обстоятельствах птица никогда не сможет превратиться в млекопитающее — или, выражаясь обобщенно, почему, начиная с данной отправной точки, развитие определенного вида не может теперь достичь, даже при самых благоприятных внешних условиях, какой-либо желаемой цели; и почему, начиная с этой отправной точки, заданные направления развития, даже когда они имеют значительную широту, должны быть ограничены, подобно тому, как мяч, катящийся с холма, отклоняется неподвижным препятствием в направлении, определяемом положением последнего и зависящем от направление движения и скорость в момент отклонения.

В этом смысле я согласен с “фиксированным” направлением вариации Аскенази; но не в том случае, если при этом подразумевается другая новая физическая сила, направляющая саму вариацию.57Мне кажется, что объяснение феноменов не требует такого признания, и, если в нем нет необходимости, оно, безусловно, неправомерно. Согласно моему мнению, трансмутация по чисто внутренним причинам недопустима. Если бы мы могли абсолютно приостановить изменения внешних условий жизни, существующие виды оставались бы неподвижными. Действие внешних провоцирующих причин, в самом широком смысле этого слова, само по себе способно вызывать модификации; и даже непрекращающиеся “индивидуальные вариации” вместе с унаследованным несходством телосложения, как кажется мне, зависят от непохожих внешних воздействий, причем само унаследованное телосложение неодинаково, потому что индивидуумы во все времена подвергались несколько различным внешним воздействиям.

Изменение, происходящее по чисто внутренним причинам, кажется мне прежде всего совершенно несостоятельным, потому что я не могу представить, как один и тот же

материальный субстрат физического строения вида может быть передан следующему поколению в виде двух противоположных тенденций. И все же это должно быть так, если направление развития, передаваемое наследственностью, должно рассматриваться как конечная основа как сходства, так и непохожести на предков. Мне кажется, что все изменения, от наименьших до наибольших, зависят в конечном счете только от внешних воздействий; они являются реакцией организма на внешние провоцирующие причины. Очевидно, что эта реакция должна быть иной, когда физическая конституция другой природы подвергается воздействию одной и той же провоцирующей причины, и от этого, по моему мнению, зависит огромная важность этих конституциональных различий.

Если под “наследственностью” мы понимаем совокупность наследования, то есть физическое строение вида в любое время и, следовательно, ограниченную и, в указанном выше смысле, предопределенную способность к изменчивости, в то время как под “адаптацией” мы понимаем прямую и косвенную реакцию этого физического строения на изменения условий жизни, я могу согласиться со способом выражения Геккеля и вместе с ним отнести трансформацию видов к двум факторам наследственности и адаптации.

ПРИЛОЖЕНИЕ I.
ЭКСПЕРИМЕНТЫ.

Эксперименты с араснией Леванной.

1. Выведен из яиц, отложенных самкой зимней формы 12-15 мая 1868 г. в гнездовом вольере. Гусеницы появились 20-22 мая, а окуклились 7-9 июня. Куколки, содержавшиеся при обычной температуре, произвели:—

На	19	июня	4	бабочки.
”	20-го	”	5	”
”	21- й	”	10	”
”	22 - й	”	9	”
”	23 - й	”	7	”
”	25- е	”	13	”
Всего			48	”

Все эти бабочки принадлежали к типу *Prorsa*, у 3 самок было значительное количество желтого, но ни у одной не было такого количества, как на рис. 3, 4, 7, 8 или 9. Рис. I.

2. 12 августа 1868 г. обнаружены личинки третьего поколения, которые окуклились в начале сентября и содержались в неотапливаемом помещении. В сентябре появились три бабочки в форме *Prorsa*, остальные впали в спячку и произвели на свет, после помещения в отапливаемое помещение в конце февраля, с 1 по 17 марта 1869 г., еще больше бабочек, все из формы *Levana*.

3. Личинки, найденные 17 июня 1869 г., были отсортированы по цвету; желтые, со светло-коричневыми колючками, произвели при обычной температуре 8-12 июля 13 бабочек, 12 из которых имели обычный тип *Prorsa*, а одну, самца, с более желтым цветом, чем на рис. 3, рис. I., следует рассматривать как бабочку типа *Porima*.

4. У гусениц второго поколения, найденных в то же время, что и гусеницы Exp.3, 25 июня 30 куколок поместили в холодильник (температура 8°-10°R). Когда ящик был открыт 3 августа, почти все содержимое вышло наружу, многие были мертвы, и все без исключения принадлежали к промежуточной форме (*Porima*), хотя ближе к *Prorsa*, чем к *Levana* типа.

5. Большое количество гусениц второго поколения, обнаруженных в одно и то же время, окуклились и содержались при высокой летней температуре. После периода куколки, длившегося около 19 дней, с 28 июня по 5 июля появилось около 70 бабочек, все из формы*Prorsa*, за исключением 5, которые были сильно отмечены желтым цветом (*Porima*).

6. 70 бабочек, участвовавших в предыдущем эксперименте, поместили в вольер высотой 6 футов и длиной 8 футов, в котором в теплую погоду они свободно роились на цветах. Совокупление наблюдалось только один раз, и только одна самка отложила яйца на крапиву 4 июля. При высокой летней температуре, преобладавшей в то время, из этих яиц через 30-31 день появились бабочки (третье поколение). Все они были*проржавевшими*, с более или менее желтым оттенком; среди 18 ни одна не была полностью *Порима*.

7. Молодые личинки четвертого поколения, найденные 8 августа, выращивались в теплице (17°-20°R.). Они окуклились 21-23 августа. Из них:—

56 куколок A. были помещены на лед (0°-1°C.) на пять недель, а затем им позволили впасть в спячку в неотапливаемом помещении. В апреле 1870 года все они получили форму *Леваны*, за исключением одной *Поримы*.

B. Примерно такое же количество куколок было помещено в теплицу, но без какого-либо результата, поскольку, несмотря на температуру 12°-24° R., в течение октября и ноября не появилось ни одной бабочки. Затем куколкам позволили впасть в спячку в неотапливаемом помещении, и в апреле и мае они не давали ничего, кроме*Левана*.

8. Гусеницы второго поколения, найденные в начале июня 1870 г., окуклились 13-15 июня и дали при обычной температуре 29-30 июня 7 бабочек *формы Prorsa*.

9. Куколки того же (второго) поколения были помещены сразу после окукливания 18 июня 1870 г. в холодильник (0°-1°C) и, оставаясь там четыре недели (до 18 июля), при обычной летней температуре дали:—

На	22	июля,	2	*Прорса*.
”	23-го	”	3	”
”	24 - й	”	6	*Порим*, 4 из которых были очень похожи на *Левану*.
”	25-го	”	1	*Левана*, без синей маргинальной линии.
”	26-го	”	2	*Леваны*, также без синей маргинальной линии.
”	2	августа,	6	*Порима*.
Всего			20	

Из этих 20 бабочек только 5 были в чистом виде *Prorsa*.

10. Взрослые личинки четвертого поколения, найденные 20 августа 1870 г., окукливались с 26 августа по 5 сентября. Куколки были разделены на три части:—

A. Помещают в теплицу (12°-25°R.) сразу после окукливания и оставляют там до 20 октября. Из примерно 40 куколок появилось только 4, 3 из которых были *Prorsa* и 1 *Porima*. Оставшиеся куколки впали в спячку, и следующей весной все они превратились в *Левану*.

Б. Содержался в помещении, нагретом до 6 °-15 ° R. с ноября. За тот же год не появилось ни одного экземпляра. Эта партия куколок была добавлена в С с ноября.

С. Помещали на лед на месяц сразу после окукливания; затем с 28 сентября по 19 октября в теплицу, где бабочки больше не появлялись. Куколки впали в спячку вместе с куколками из партии В в помещении, нагретом водой до 6°-15° R. И дали:—

На	6 - й	февраля,	1	женщина *Левана*.
”	22 - й	”	1	мужчина *Левана*.
”	23 - й	”	1	мужчина *Левана*.
”	24-го	”	1	женщина *Левана*.
”	25-го	”	1	мужчина и 1 женщина *Левана*.
”	28-го	”	1	мужчина и 1 женщина *Левана*.
”	1	марта,	1	мужчина *Левана*.
”	13	”	1	женщина *Левана*.
”	15	”	1	женщина *Левана*.
”	19	”	1	мужчина *Левана*.
”	2	апреля,	2	мужчины и 1 женщина *Левана*.
”	7-го	”	1	женщина *Левана*.
”	21-го	”	1	женщина *Левана*.
”	2	мая,	1	женщина *Левана*.
Всего			18	*леванов*, 10 из которых были женщинами.

Точная запись времени появления всходов интересна, поскольку благодаря этому становится очевидным, что разные особи в разной степени сильнее реагируют на более высокую температуру, чем обычная. В то время как у многих наблюдалось ускорение развития на 1-2 месяца, другие появились на свет в апреле и мае, то есть в момент их появления в естественном состоянии.

11. Вырастил второе поколение из яиц первого поколения. Вышел из яиц 6 июня 1872 г., окуклился 9 июля. Куколки были помещены на лед (0°-1°C) с 11 июля по 11 сентября, а затем перенесены в теплицу, где все вышли:—

На	19	сентября,	3	самца *Прорсы*, 1 самец *Поримы*.
”	21-го	”	13	*Поримы* (12 самцов, 1 самка), 2 самки *Леваны*.

”	22-го	”	14	*Поримы* (12 самцов, 2 самки) и 1 самка *Леваны*.
”	23-го	”	10	самок *Леваны*, 3 самца *Поримы*.
”	24-го	”	5	самок *Леваны*.
”	25-го	”	1	самка *Леваны*.
”	27-го	”	3	женщина .”
4	октября,	1	самка	Поримы."
Всего			57	бабочек (32 самца и 25 самок),

только 3 из которых были *Prorsa*, 32 *Porima* и 22 *Levana*.

Следует, однако, отметить, что среди образцов, помеченных как “*Levana*”, не было ни одного, который полностью соответствовал бы натуральной *Levana* или который действительно был бы настолько близок к этой форме, как некоторые образцы на примере 9. Все они были крупнее натуральной*Levana* и обладали, несмотря на большое количество желтого, большим количеством черного, чем любая настоящая *Levana*. У всех искусственно выведенных *леван* черная полоса на прикорневой половине задних крыльев всегда прерывается желтой, что редко бывает у настоящих *леван*. Весь внешний вид искусственного *левана* также более грубый, а контур крыльев несколько иной, передние крылья более широкие и менее заостренные. (См. рис. С 7 по 9, рис. I.).

12. Личинки четвертого поколения, найденные 22 сентября 1872 г., были разделены на две части:—

А. Помещают для окукливания в комнатку для орхидей при температуре 12°-25° R. и оставляют там до декабря. Несмотря на высокую температуру, за это время не появилось ни одной бабочки, в то время как куколки*Vanessa C-album* и *Pyrameis Atalanta*, найденные в то же время и помещенные в ту же теплицу, появились в середине октября. С середины декабря куколок держали в неотапливаемом помещении, и они появились очень поздно весной 1873 года, все как*Леваны*:—

На	6	июня,	7	*Левана*.
”	8	”	2	”
”	11	”	2	”
”	12	”	1	”
”	15	”	6	”
”	16	”	1	”
”	19	”	2	”
Всего			21	”

Б. Зимой хранят в неотапливаемом помещении. Бабочки появились 28 мая, все как *Леваны*.

Эксперименты с Пьеринами.

13. Самки *Pieris Rapæ*, отловленные в апреле, откладывали яйца на *Sisymbrium Alliaria*. Из них были получены гусеницы, которые окуклились 1-3 июня. Куколки были помещены на лед с 3 июня по 11 сентября (0°-1°C), а с 11 сентября по 3 октября в теплицу (12°-24°C), где появились:—

На	23	октября,	1 женщина.
”	24-го	”	1 женщина.
”	25-го	”	2 мужчины, 1 женщина.
”	26-го	”	1 женщина.
”	28-го	”	1 мужчина, 1 женщина.
Всего			3 мужчины, 5 женщин.

На всех них произвели сильное впечатление признаки зимней формы: все самки ярко-желтые с верхней стороны, самцы чисто белые; с нижней стороны сильное черное напыление на задних крыльях, особенно на дисковидной ячейке. Одна куколка появилась не в теплице, а впала в спячку и 20 января 1873 года дала в отапливаемом помещении самку, также зимней формы.

14. Самки *Pieris Napi*, отловленные 27-28 апреля 1872 г., откладывали яйца на *Sisymbrium Alliaria*. Выведенные из них личинки окуклились с 28 мая по 7 июня. Куколки вскоре после трансформации были помещены на лед, где они оставались до 11 сентября (три месяца). Перенесенные в теплицу 3 октября, они произвели до 20 октября 60 бабочек, все с резко очерченными признаками зимней формы. Оставшиеся куколки впали в спячку в комнате и произвели на свет:—

На	28 - й	апреля,	3 мужчины, 6 женщин.
”	4- й	мая,	1 женщина.
”	12 - й	”	4 мужчины.
”	15- е	”	1 мужчина, 1 женщина.
”	16- е	”	1 мужчина.
”	18- е	”	1 мужчина, 1 женщина.
”	19- е	”	1 женщина.
”	20-е	”	, 1 женщина.
”	23-го	”	2 мужчины.
”	26-го	”	1 мужчина.
”	29-го	”	1 женщина.
”	3	июня,	3 женщины.
”	6-го	”	1 женщина.
”	9-го	”	1 женщина.
”	21-го	”	1 женщина.
”	2 - й	июля,	1 женщина.
"Всего			15 мужчин, 19 женщин.

15. Несколько бабочек из опыта 14, появившихся на свет в мае 1873 г., были помещены в просторный дом для размножения, где они совокуплялись и откладывали яйца на рапс. Гусеницы питались живыми растениями в питомнике и после окукливания были разделены на две части:—

A. Несколько куколок, содержавшихся при обычной летней температуре, дали бабочек 2 июля, имеющих признаки летней формы.

B. Остальные куколки были помещены на лед сразу после трансформации и оставались в холодильнике более трех месяцев (с 1 июля по 10 октября). К сожалению, большинство из них погибло из-за проникновения влаги в коробку. Выжило только 8 особей, 3 из которых появились 20 октября в виде зимней формы; остальные впали в спячку в неотапливаемом помещении и появились в начале июня 1874 года. Все 5 были самками, и все демонстрировали признаки зимней формы. Несмотря на одиннадцатимесячный период куколки, они не обладали этими признаками в большей степени, чем обычно, и, следовательно, не приближались к родительской форме*Bryoniae*.

16. 12 июня 1871 г. образцы *Pieris Napi*, var. *Брионии*были пойманы на горе в окрестностях Оберсторфа (Альгойские Альпы) и помещены в питомник, где они свободно летали над цветами; но хотя совокупления не произошло, несколько самок отложили яйца на обыкновенную огородную капусту. Из них вылупились гусеницы, которые на всех стадиях роста были точно такими же, как у обыкновенной формы*Напи*. Они хорошо росли незадолго до окукливания, когда грибковая эпидемия уничтожила их, так что из 300 гусениц было получено только около 40 живых куколок. Они также полностью напоминали обычную форму*Napi*и демонстрировали тот же полиморфизм: некоторые были красиво зелеными, другие (большинство) соломенно-желтыми, а третьи желтовато-серыми. Тем же летом появилась только одна бабочка, самец, в котором по черному напылению жилок по краю крыльев (верхняя сторона) можно было с уверенностью распознать var. *Бриония*. Оставшиеся куколки впали в спячку в отапливаемом помещении и дали с конца января по начало июня 10 самцов и 5 самок, все с признаками var.*Бриония*. Они появились:—

На	22	января,	1 мужчина.
”	26-го	”	1 мужчина.
”	3	февраля,	1 мужчина.
”	4-го	”	1 мужчина.
”	5-го	”	1 мужчина.
”	7-го	”	1 женщина.
”	9-го	”	1 мужчина.
”	24-го	”	1 мужчина.
”	4-го	марта,	1 самка.
”	11	”	1 самец, 1 самка.
”	6	апреля,	1 самка.
”	17	”	1 самец.
”	11	мая,	1 самка.
”	3	июня,	1 самец.

Здесь мы видим, что тенденция к ускорению развития под действием тепла в данном случае также очень различна у разных индивидуумов. Из 16 бабочек только 1 придерживалась нормального периода развития с 27 июля по 3 июня, полных десяти месяцев; у всех остальных

этот период был сокращен: у 1 самца до одиннадцати дней, у 8 особей до шести месяцев, от 4 до семи месяцев, от 2 до восьми месяцев и от 1 до девяти месяцев.

ПРИЛОЖЕНИЕ II.

Эксперименты с Папилио Аяксом.58

Из яиц вар. *Теламониды,* отложившиеся в последних числах мая, получили личинок, которые дали 22-26 июня 122 куколки. Их, как только они сформировались, помещали на лед в холодильник в маленьких жестяных коробочках, и когда все личинки трансформировались, куколки были перенесены в цилиндрическую жестяную коробку (4 дюйма диам. и 6 дюймов высотой), и уложенный слоями между мелкой стружкой. Жестяную коробку поместили в маленькую деревянную, которую поставили прямо на лед и держали там до 20 июля. С этого дня, по несчастливой случайности, ящик, вместо того чтобы храниться на поверхности льда в леднике, как предполагалось, был помещен на солому рядом со льдом, так что действие холода было изменено, внешние куколки, несомненно, испытывали его в полной мере, но внутренние, вероятно, находились при несколько более высокой температуре. Лед растаял 20 августа, так что куколки находились при стабильно низкой температуре в холодильнике в течение трех-четырех недель и в меньшей степени в леднике в течение пяти недель, причем температура в последнем месте повышалась ежедневно, поскольку к 20 августа весь лед растаял. При вскрытии коробки было обнаружено (вероятно, из-за того, что холод был недостаточно сильным), что бабочки начали появляться на свет. Было извлечено двадцать семь мертвых и искалеченных экземпляров вместе с несколькими мертвыми куколками. Одну только что появившуюся бабочку вынули и поместили в коробку, и когда ее крылья полностью расправились, оказалось, что это “*Теламониды* наиболее ярко выраженного типа”. Затем экспериментатор заявляет: “Ранним утром я поискал мертвых и отвергнутых бабочек и нашел несколько. Рассмотреть их поближе было невозможно из-за влажного и разложившегося состояния, в котором они находились, но я смог обнаружить широкую малиновую полосу, которая проходит над внутренним углом задних крыльев и которая обычно окаймлена белым с передней стороны и характерна либо для *Уолши*, либо для *Теламонидов*, но не встречается у *Марцелла*. И то, что у *Уолши* только кончик хвоста белый, в то время как у *теламонидов* и кончик, и бока белые, позволило мне идентифицировать форму между этими двумя. Там, конечно, не было *Уолшей*, но, похоже, был один *Марцелл*, и за исключением этого, все были *Теламонидами*.”

Оставшихся куколок держали в светлом помещении, где на следующий день появились 3 *теламониды*, а к 4 сентября появилось 14 экземпляров того же сорта, но ни одного *марцелла* или промежуточных форм. С 4 по 20 сентября появилось еще несколько *теламонид*, но между 4 и 15 числами месяца 12 из 26 появившихся бабочек были промежуточными между *теламонидами* и *марцеллами*, некоторые приближались к одной форме, а некоторые - к другой. Первый чистый *Марцелл* появился 4 сентября, за ним последовал по одному экземпляру 6, 8, 13 и 15 числа соответственно. С этой последней даты по 3 октября 6 из 10 были *Марцеллами* и 3 промежуточными. 3 сентября появился экземпляр, промежуточный между *Telamonides* и

Walshii, “у которого хвосты были с белым кончиком, как у *Walshii*, но по размеру и другим признакам это были *Telamonides*, хотя малиновая полоса могла принадлежать любой форме”. Бабочки продолжали появляться ежедневно до 20 сентября, после чего единичные экземпляры появлялись с интервалом от четырех до шести дней, последнее появление было 16 октября. Таким образом, с того момента, как ящик был извлечен из ледника, общий период вылупления составил пятьдесят семь дней, причем некоторые экземпляры вылупились еще до выноса ящика. У особей*P. Ajax*, которые появляются на крыле в первый сезон, естественный период куколки составляет около четырнадцати дней, особи редко появляются после периода от четырех до шести недель.

В период с 20 августа по 16 октября появилось 50 следующих бабочек:—

На	20-е	августа,	1 мужчина *Telamonides*.
”	21-го	”	1 мужчина и 2 женщины *Telamonides*.
”	22-й	”	1 женский *Telamonides*.
”	24-й	”	1 женский *Telamonides*.
”	29-й	”	1 мужчина *Telamonides*.
”	31-й	”	1 женский *Telamonides*.
”	1-го	сентября,	1 женщина *Telamonides*.
”	2-й	”	1 женский *Telamonides*.
”	3-й	”	1 женский промежуточными между *Telamonides* и *Walshii*.
”	”	”	1 мужчина *Telamonides*.
”	4-й	”	4 кобеля и 1 сука *Telamonides*.
”	”	”	2 мужчин, средний, ближайший *Telamonides*.
”	”	”	2 мужчин, средний, ближайший *Марцелл*.
”	”	”	2 кобеля, *Марцелл*.
”	5-я	”	1 мужчина и 1 женщина *Telamonides*.
”	”	”	1 мужчина средних ближайшей *Telamonides*.
”	6-й	”	1 мужчина *Марцелл*.
”	7-й	”	1 мужчина *Telamonides*.
”	8-й	”	1 мужчина *Марцелл* и 1 женщина *Telamonides*.
”	9-й	”	1 мужчина *Марцелл* и 1 женщина средних ближайшей *Марцелл*.
”	13-е	”	1 мужчина средних ближайшей *Марцелл*.
”	”	”	1 мужчина средних ближайшей *Telamonides*.
”	”	”	1 мужчина *Марцелл*.
”	14-я	”	1 мужчина *Марцелл* и 1 женщина средних ближайшей *Марцелл*.
”	”	”	1 мужчина средних ближайшей *Telamonides*.
”	15-й	”	1 мужчина *Марцелл*.
”	16-й	”	1 женский *Марцелл* и 1 мужчина *Telamonides*.
”	18-го	”	1 мужчина средних ближайшей *Марцелл*.

”	19-го	”	1 женский *Марцелл*.
”	20-го	”	1 мужчина *Telamonides*.
”	24-й	”	1 мужчина *Марцелл*.
”	30-й	”	1 женский *Марцелл*.
”	2-го	октября,	1 женщина *Марцелл*.
”	3-й	”	1 женщина средних ближайшей *Telamonides*.
”	8-й	”	1 женщина средних ближайшей *Telamonides*.
”	16-й	”	1 женщина средних ближайшей *Telamonides*.

Всего.

Теламонидес	22	12 мужчин,	10 женщин.
Теламониды частично *Уолшии*	1		1 женщина.
Средний, ближайший к *Теламонидам*	8	5 самцов,	3 самки.
Средний, ближайший *Марцелл*	6	4 самца,	2 самки.
Марцелл	13	9 мужчин,	4 женщины.
	50	30 мужчин,	20 женщин.

Все эти бабочки были очень однородны по размеру, примерно как обычные *теламониды*. Особи *теламонид* были особенно “сильно заметны", малиновая полоса у большей части из них была такой же заметной, как и у *уолши*, а синие лунулы возле хвоста были удивительно большими и ярко окрашенными. У*марцеллов*, в дополнение к несколько уменьшенному размеру, хвосты почти неизменно были короче обычного и уже, а вместо характерного единственного малинового пятна почти у всех было два пятна, часто больших. Во всех этих деталях они приближаются к*Теламониду*.

Если добавить к *теламонидам,* появившимся после 20 августа, большинство тех экземпляров, которые были найдены мертвыми в ящике на ту дату, общее количество этой формы, таким образом, доведено почти до 50. Из 122 куколок, с которыми начал мистер Эдвардс, 28 оставались в состоянии, пригодном для зимней спячки, несколько умерли, так и не появившись на свет. Предыдущие эксперименты показали, что 28 из 122 куколок - вполне разумное число для зимовки, так что автор приходит к выводу, что бабочки, появившиеся в тот же сезон, сделали бы это естественным образом, и эффект искусственного холода не “ускорил появление ни одной, которая спала бы” до следующей весны. Итак, при обычных обстоятельствах все бабочки, появившиеся в одно и то же время года, были бы формы *Marcellus*, так что холод превратил большую их часть в форму *Telamonides*, причем некоторые (вероятно, из тех куколок, которые подверглись воздействию самой низкой температуры) были полностью изменены, а другие (из тех куколок, которые лишь частично подверглись воздействию холода) были промежуточными,*т.е.*, измененными лишь частично. Похоже также, что несколько куколок испытали достаточный холод, чтобы задержать их появление и остановить рост, но недостаточно, чтобы изменить их форму, это 13 зарегистрированных экземпляров*Marcellus*. Если бы степень холода была равной и постоянной, реверсия, вероятно, была бы более полной. Применение холода внесло большую путаницу в продолжительность периода созревания

куколки: появление куколки произошло не через четырнадцать дней после прекращения действия холода, как можно было ожидать из соответствующего эксперимента доктора Вейсмана с*Пиерис Напи* (Приложение I. Примеры 13 и 14), а растянулось более чем на два месяца.

Из результатов этого эксперимента следует сделать вывод, что *теламониды* являются первичной формой вида.

Дополнительные эксперименты с Папилио Аяксом.

[*Сообщено* мистером У. Х. Эдвардсом, *18 ноября 1879 г.*.]

Пример 1.—В 1877 году были проведены эксперименты с куколками *P. Ajax* и *Grapta Interrogationis* (яйцами, отложенными самками формы *Fabricii*); но результаты оказались неудовлетворительными по той причине, что автор, отсутствовавший дома большую часть времени, пока куколки находились в морозильнике, по возвращении обнаружил температуру выше 5-6 ° C. И, насколько можно было судить, лед клали нерегулярно, и, возможно, были промежутки, в течение которых лед отсутствовал. все было в коробке. Шесть куколок из *Граптры*, подвергшихся такому воздействию, дали неизмененную *Umbrosa*, коформу с *Фабрицием*. Но все куколки из той же партии яиц, не подвергавшихся воздействию холода, также произвели*Умброзу*. Таким образом, мы ничего не узнали об этом виде.

Но куколки *Ajax*, выставленные в то же время, в какой-то степени изменили бабочек. Из партии 8 особей, помещенных в ящик менее чем через двенадцать часов после окукливания и оставленных на двадцать четыре дня, вышло 5 самцов и 3 самки. Из них 1 был*Теламонидом* по отметинам и окраске, а все остальные находились между *Марцеллом* и *Теламонидами*. Две другие куколки, оставленные на льду в течение двадцати трех дней, дали *Теламониды*, но еще 3 куколки, находившиеся на льду двадцать шесть дней, и всем им был час от роду, когда их положили на лед, не изменились и дали *Марцеллу*.

В течение того же сезона 6 других куколок *Ajax* были помещены в коробку и содержались при температуре около 0°-1 ° R. Одной было один час от роду, и она оставалась в течение пяти дней; 1 было один час от роду, и она оставалась в течение двух дней и трех четвертей; 3 было три часа от роду в течение восьми дней; и 1 (возраст не указан) шесть дней. Все это дало бабочек неизменной формы *Marcellus*.

Пример 2.—В мае 1878 г. в морозильную камеру было помещено множество куколок, взятых из яиц, отложенных*Ajax*, вар. *Уолший*. Самым молодым оставалось всего десять-пятнадцать минут до окукливания, и они были мягкими; другим - с интервалом до двадцати четырех часов (куколка становится твердой примерно через двенадцать часов); после этого - каждый день до восьми дней после окукливания. Все они были извлечены из коробки в один и тот же день, 28 мая. Выдержка составляла от девятнадцати до пяти дней, причем те куколки, которые были помещены на лед последними, выдерживались меньше всего. Автор хотел, по возможности, определить, необходимо ли для внесения каких-либо изменений применять холод сразу после окукливания или между окукливанием и охлаждением может пройти один или несколько дней. Поскольку окраска куколок не начинает проявляться в течение нескольких часов или, самое большее, дня или двух до появления бабочки, считалось возможным, что холод, примененный незадолго до этого времени, будет столь же эффективен, как и при применении раньше, и особенно очень скоро после окукливания. В результате более половины куколок,

экспонированных до того, как они затвердели, погибли: 1 экспонированная через десять минут, 2 через один час, 1 через два часа, 2 через три часа после окукливания. С другой стороны, 1 раз в пятнадцать минут появилась бабочка, 1 раз в два часа, еще один раз в двенадцать часов. Большую часть времени температура была от 0 ° до -1 ° R. Но каждый день несколько менялась по мере таяния льда. Нормальный период куколки составляет от одиннадцати до четырнадцати дней, если бабочка появляется в тот же сезон, но очень редко особь появляется через несколько недель после окукливания.

На 14-й день после извлечения куколок изо льда 1 *Теламониды* появились из куколки, которая была помещена в морозильную камеру через три дня после окукливания и находилась во льду шестнадцать дней.

На 19-й день 1 *Теламонидес* появился из куколки, помещенной на лед через двенадцать часов после окукливания, и оставался там одиннадцать дней.

На 19-й день 1 *Уолши* появился из куколки двухчасового возраста, пролежавшей во льду одиннадцать дней.

Все остальные появлялись у *Марцелла*без изменений, но с периодами, которые удивительным образом удлинялись.

1 на	43-й	день экспонировали	15 минут	после окукливания.
”	46 - й	”	2 часа	”
”	53 - й	”	24 часа	”
”	62 - й	”	6 дней	”
”	”	4 дня	”	”
66-й	66 - й	”	7 дней	”
”	”	”	4 дня	”
”	81-й	”	12 часов	”
”	91 - я	”	5 дней	”
”	96 - й	”	19 часов	""

Пять хризалид пережили зиму, и все они дали *Теламониды* весной 1879 года.

Таким образом, оказалось, что единственным эффектом, вызываемым холодом у всех куколок, подвергшихся воздействию более трех дней после окукливания, было замедление появления бабочки. Но даже в некоторых из них, которые были выставлены на всеобщее обозрение и пролежали на льду целых девятнадцать дней, единственным эффектом, по-видимому, было замедление развития бабочки.

Пример 3.—В июне 1879 г. были получены яйца формы *Marcellus*, которые в свое время дали 104 куколки. Из них треть помещали в морозильную камеру на срок от двенадцати до двадцати четырех часов после окукливания и делили на 3 партии.

1-я,	9	куколок,	продержанных во льду	14 дней.
2-я,	12	”	”	20 дней.
3-я,	11	”	”	25 дней.

Большую часть времени температура 0°-1° R., но несколько меняется по мере таяния льда. (И в 1878, и в 1879 годах мистер Эдвардс сам наблюдал за ящиком и старался поддерживать низкую температуру.)

Из 69 куколок, не подвергавшихся воздействию холода, 34 дали бабочек на одиннадцатый-четырнадцатый день после окукливания, а еще 1 самец появился 11 августа, или, по крайней мере, на двадцать два дня позже обычного периода для данного вида.

Из замороженных куколок из партии № 1 появились 4 самки через восемь с половиной -девять с половиной дней после извлечения изо льда, и 5 сейчас живы (18 ноября) и будут жить всю зиму.

Из партии № 2 вышли 1 самец и 5 самок через восемь-девять дней; еще один самец вышел через сорок дней; и 5 впадут в спячку.

Из партии № 3 вышли 4 самки через девять-двенадцать дней; еще один самец появился на свет через пятьдесят четыре дня; и 6 были найдены мертвыми.

В этом эксперименте автор хотел как можно точнее увидеть, во—первых, в каких точках произойдут изменения. Во—вторых, произошли ли какие-либо изменения в форме крыльев, а также в отметинах или окраске - то есть, могла ли форма остаться такой же, как у *Марцелла*, в то время как отметины могли принадлежать *Теламониду* или *Уолши*; летняя форма с зимними отметинами. В-третьих, более тщательно, чем это было сделано до сих пор, выяснить, какая продолжительность воздействия требуется для решительного изменения и каков будет эффект от продления этого периода. После экспериментов с*Phyciodes Tharos*, которые привели к переливанию цвета, автор надеялся, что некоторые подобные случаи можно будет увидеть в *Ajax*. Решительные перемены в 1878 году были вызваны одиннадцатидневными и шестнадцатидневными холодами. В 1877 году воздействие продолжительностью от двух с тремя четвертями до восьми дней не дало эффекта.

Из этих куколок было получено 11 совершенных бабочек, 1 самец и 10 самок. Некоторые оказались искалеченными, и от них отказались, поскольку не было возможности удовлетворительно разобрать маркировку.

Из лота № 1 за четырнадцать дней пришло:—

1 женщина между *Марцеллом* и *Теламонидом*.
2 женщины, *Марцелл*.

Эти 2 *марцелла* были бледно окрашены, светлые части - грязно-белые; субмаргинальных лунулей на задних крыльях было всего две и они были небольшими; в анальном углу было одно большое и одно маленькое красное пятно; лобные волоски были очень короткими. Первая, или промежуточная самка, также была бледно-черной, но светлые части тела были более зелеными и менее грязными; имелось 3 больших лунки; анальное красное пятно было двойным и соединенным, как у *Теламонидес*; лобные волоски короткие, как у *Марцелла*. Это наиболее важные моменты для сравнения нескольких форм *Ajax*. В природе существует большая разница в форме между *Marcellus* и *Telamonides*, еще большая разница между *Marcellus* и *Walshii*; и последнего можно отличить от других зимних форм по белым кончикам хвостов. Оно также меньше, а анальное пятно больше, с широкой белой каймой.

Из лота №2, двадцатидневного, пришло:—

1 самка *Марцелла*, с единственным красным пятном.

1 самка между *Марцеллами* и *теламонидами*; общая окраска бледная; лунки все устаревшие; 2 больших красных анальных пятна, не соединенных; лобные волосы средней длины, как у *теламонид*.

1 самка между *Марцеллами* и *Теламонидами*; окрас яркий и прозрачный; 3 лунки; 2 больших красных пятна; лобные волосы короткие.

1 самка *теламонида*; окраска черная и зеленая; 4 лунки; большое двойное и соединенное красное пятно; волоски на лобной части средние.

2 самки *теламонид*; окраска как у последней; 3 и 4 лунки; 2 больших красных пятна; лобные волосы средние.

Из лота №3, через двадцать пять дней, пришло:-

1 самец *теламониды*; яркая окраска; 4 крупных лунки; 1 большое и 1 маленькое красное пятно; волосы на лобной части длинные.

1 самка *теламонидес*; средней окраски; 4 лунки; большое красное пятно с двойным соединением; лобные волосы длинные.

В целом все они были *Марцеллами*: распущенные крылья, длинные хвосты.

Из этого следует, что те, кто подвергался воздействию двадцать пять дней, были полностью изменены; из тех, кто подвергался воздействию двадцать дней, 3 были полностью, 2 частично, 1 вообще не было; и из тех, кто подвергался воздействию четырнадцать дней, 1 частично, 2 вообще не было.

Бабочки из этой партии из 104 куколок, но которые не были заморожены, были завернуты в бумагу. Взяв 6 самцов и 6 самок из бумаг, как только они попали под руку, мистер Эдвардс расставил их по местам и сравнил с замороженными образцами.

Из 6 самцов у 4 было только 1 красное анальное пятно, у 2 - 1 большое и 1 маленькое; у 4 - 2 зеленых лунулы на задних крыльях, у 2 - 3, и у последних было 4-е устаревшее, под внешним углом; у всех были короткие лобные волоски.

Из 6 самок у 5 было только 1 красное пятно, у 1 - 1 большое и 1 маленькое пятно; у 5 было только 2 лунки, у 1 - 3; у всех были короткие лобные волоски.

Сравнение 6 самок из замороженных куколок, у которых произошли более или менее изменения, с 6 самками, не покрытыми льдом:

1. Все первые имели более насыщенные цвета, черный - более глубокий, светлый - зеленый.

2. У 5 из первых зеленые лунулы на задних крыльях были явно крупнее; у 3 из 6 было по 4 отчетливых лунулы, у 1 - 3, у 1 - 3 и у 4-го устаревшие. Из 6 самок, не покрытых льдом, ни у одной не было 4, у 2 - 2, а у 3-й, самой нижней в ряду, устаревшей; у 3-х было 3, самая нижняя из которых была очень маленькой; у одной было 3, а у 4-й, расположенной под внешним углом, устаревшей.

3. У всех первых субапикальное пятно на переднем крыле и полоса на том же крыле, пересекающая клетку внутри общей черной полосы, были отчетливыми и зелеными; у всех последних эти отметины были либо неясными, либо устаревшими.

4. На 4 из первых было большое двойное красное пятно, а на одном из 4-х оно было окаймлено белым с верхней стороны; на 2-х было 1 большое и 1 маленькое красное пятно. Из последних 5 имели только по 1 пятну, а на 6-м было 1 пятно и красная точка.

5. У первого все черные участки крыла были более глубокого цвета, но менее рассеянные, полосы были более узкими; с другой стороны, зеленые полосы были шире, а также более глубокого цвета. Измерив ширину самой внешней общей зеленой полосы вдоль середины верхнего среднего промежутка на переднем крыле в десятых долях миллиметра, было обнаружено, что она следующая:

На замороженной куколке	81, 66, 76, 76, 66, 66.
На незамерзшей	56, 56, 51, 51, 46, 51.

Измерение общей черной дисковой полосы поперек середины нижнего среднего промежутка на переднем крыле:

На замороженной куколке	51, 66, 51, 51, 56, 61.
На незамерзшей	76, 71, 66, 63, 71, 76.

Другими словами, естественные примеры были более меланическими, чем остальные.

Не было обнаружено никакой разницы ни в длине хвостов, ни в длине и ширине крыльев. Другими словами, холод не изменил форму крыльев.

Сравнение 1 самца со льдом и 6 самцов без льда:

1. У первого было большое двойное красное анальное пятно, окаймленное сверху белыми чешуйками. Из 6 не покрытых льдом, на 3 было всего 1 красное пятно, на 2 - 1 большое и 1 маленькое, на 1 - 1 большое и красная точка.

2. У первого было 4 зеленых луночка; у третьего - 3, у третьего - только 2.

3. У первого субапикальное пятно и полоска в клетках были ярко-зелеными; у второго у 1 были такие же, у 5 они были неясными или устаревшими.

4. Окраска замороженного самца была яркой; из остальных 2 были такими же, у 4 черный был бледным, светло-грязно-белым или зеленовато-белым.

При осмотре всех особей, самцов и самок, из обеих партий, было обнаружено, что большой размер зеленых субмаргинальных лунулей на передних крыльях у замороженных экземпляров бросается в глаза по сравнению со всеми незамерзшими, хотя эта особенность включена в общее расширение зеленых полос, о котором говорилось.

Во всех экспериментах с *Ajax*, если холод и вызвал какие-либо изменения, то они проявлялись в увеличении или удвоении красного анального пятна и в увеличении количества прозрачных зеленых лунулей на задних крыльях. Почти всегда лобные волоски удлиняются, а окраска

крыльев становится более глубокой, и протяженность черной области также уменьшается. Все эти изменения происходят в направлении *теламонидов*, или зимней формы.

То, что воздействие холода заключается не просто в ускорении появления зимней формы, заставляя бабочку выходить из куколки летом, в котором она начала свое личиночное существование, а не в следующем году, очевидно из того факта, что бабочки появляются на свет в форме*Marcellus*, хотя отметины могут быть *Telamonides* или *Walshii*. И почти всегда некоторые из куколок после заморозки остаются на зиму, а затем производят *теламониды*, как это делают куколки, впадающие в спячку в их естественном состоянии. Холод, по-видимому, не оказывает никакого воздействия на этих отдельных куколок.59

В каждом эксперименте, какими бы похожими ни казались условия и какими бы они ни были задуманы, результаты различаются; и потребуются дальнейшие эксперименты — возможно, многие — прежде чем будет понята причина этого. Например, в 1878 году первая бабочка появилась на свет на четырнадцатый день после извлечения изо льда, и этот период был точно таким же (самым продолжительным) у данного вида в природе. Другие бабочки появлялись на свет через 19-96 дней. В 1879 году всходы начались на девятый день, и к двенадцатому дню вышли все, за исключением трех запоздалых особей, которые появились на двадцать, сорок и пятьдесят четыре дня. В последнем эксперименте либо холод не полностью приостановил изменения, которые претерпевает насекомое в куколке, либо его действие состояло в том, чтобы ускорить их после того, как куколки были извлечены изо льда. В первом эксперименте, по-видимому, изменения были абсолютно приостановлены до тех пор, пока сохранялся холод.

Можно было бы ожидать, что воздействие тепла на зимующих куколок ускорит появление летней формы или изменит отметины бабочки на летнюю форму, даже если форма крыльев не была изменена; то есть произвести особей, имеющих зимнюю форму, но летние отметины. Но этого обнаружено не было. Мистер Эдвардс в течение нескольких лет имел привычку помещать куколок в теплое помещение или в оранжерею в начале зимы, таким образом, бабочки появлялись в феврале, а не в марте и апреле, как это было бы в противном случае. Температура в доме составляет 19° R. днем и не менее 3,5° R. ночью. Но неизменно появлялась зимняя форма бабочки, обычно *теламониды*, изредка *Уолшии*.

Эксперименты с Phyciodes Tharos.

Пример 1.—В июле 1875 г. яйца *P. Tharos* были получены на *астере Новая Англия* в горах Катскилл, и молодые личинки, когда вылупились, были доставлены в Коулбург, Западная Вирджиния. В пути личинки питались различными видами *астр*, которые они охотно поедали. К 4 сентября они прекратили кормление (после двукратной линьки) и заснули. Две недели спустя часть из них снова была активна и питалась в течение дня или двух, когда они собирались в группы и линяли в третий раз, затем впадали в летаргию, причем каждая из них линяла со сброшенной кожей сбоку. Затем личинок поместили в погреб, где они оставались до 7 февраля, когда оставшихся в живых перенесли на листья*астры*, которые были загнаны в теплицу, и некоторые из них начали питаться в тот же день. В положенный срок они линяли еще дважды, совершая, в некоторых случаях, в общей сложности пять линек. 5 мая первая личинка окуклилась, и через тринадцать дней из нее появилась бабочка. Еще один появился 30-го числа, после восьмидневного периода куколки, эта стадия была сокращена по мере того, как погода стала теплее. Всего появилось 8 бабочек, 5 самцов и 3 самки, все формы *Marcia*, и все

разновидности, обозначенные как C, за исключением 1 самки, которая была разновидностью B.60

Пример 2.—18 мая первые особи (3 самца *Марсии*) были замечены на крыле в Коулбурге; 1 самка была поймана 19-го, 2-23-го и 2-24-го, и это все, что видели до этой даты, но вскоре после того, как оба пола стали обычными. 26-го числа были пойманы 7 самок, которые были привязаны в отдельные мешки на ветвях *Астры*. На следующий день 6 из 7 отложили яйца группами, содержащими от 50 до 225 яиц в каждой. Были получены сотни гусениц, каждый выводок содержался отдельно, и бабочки начали появляться 29 июня, пройдя несколько стадий: —яйцо шесть дней, личинка двадцать два, куколка пять. Некоторые бабочки появились только 15 июля. Сразу после этой даты один выводок был доставлен в Катскиллс, где они окуклились и в таком состоянии были отправлены обратно в Коулбург. Не было никакой разницы в продолжительности различных стадий у этого выводка и у других, оставшихся в Коулбурге, и ни один из них не впал в летаргию. Все бабочки из этих майских яиц были*Tharos*, за исключением 1 самки *Marcia*, var. C. Таким образом, первое поколение*Marcia* из зимующих личинок дает второе поколение *Tharos*.

Пример 3.—16 июля в Коалбурге были получены яйца от нескольких самок, все *тарос*, поскольку ни одна другая форма не была летающей. Через четыре дня из яиц вылупились; личиночная стадия длилась двадцать два дня, а куколочная - семь дней; но, как и прежде, многие личинки задержались. Первая бабочка появилась 18 августа. Все они были*таросами*, и ни одна из личинок не впала в летаргический сон. Это было третье поколение после второй кладки яиц.

Пример 4.—15 августа в Коалбурге были получены яйца от самки*Тароса*, а затем доставлены непосредственно в горы Катскилл, где они вылупились 20-го. Это было четвертое поколение после третьей кладки яиц. В Вирджинии и во время путешествия погода была чрезвычайно теплой, но по прибытии в горы стало прохладно, а по ночам решительно холодно. Сентябрь был влажным и холодным, и личинки находились в теплом помещении ночью и большую часть времени днем, так как они не будут питаться при температуре ниже 8 ° R. Первая куколка появилась 15 сентября, через двадцать шесть дней после вылупления личинок, а другие - в разные даты вплоть до 26 сентября, или через тридцать семь дней после появления яйца. Пятьдесят две личинки из 127 впали в летаргию после второй линьки 16 сентября, а 26 сентября добрая половина этих вялых личинок снова начала питаться и линяла в третий раз, после чего они снова впали в летаргию и оставались в этом состоянии. Куколки из этой партии были разделены на три порции:—

O. Эта партия была доставлена обратно в Коулбург 15 октября, поскольку погода во время путешествия была холодной с несколькими морозными ночами, так что в течение тридцати дней куколки ни разу не были в тепле. Бабочки начали появляться в день прибытия, и к концу недели появились все живые особи, а именно 9 самцов и 10 самок. “Из этих 9 мужчин 4 были заменены на*Марсию* var. C, 3 были var. D, а 2 вообще не были изменены. Из 10 женщин 8 были изменены, 5 из них на var. B, 3 - var. C. Две другие самки не отличались от многих *таросов* из летнего выводка, имея большие дисковые пятна на нижней стороне заднего крыла, помимо отметин, общих для летнего выводка”.

B. Эта партия, состоящая из 10 куколок, была отправлена из Катскиллских гор в Олбани, штат Нью-Йорк, где их хранили в прохладном месте. В период с 21 октября по 2 ноября появилось 6

бабочек, все самки и все разновидности B. Из оставшихся куколок 1 умерла, а 3 были живы 27 декабря. По словам мистера Эдвардса, в природе этот вид никогда не впадает в спячку в состоянии куколки. Бабочки из этой партии изменились более полно, чем бабочки из куколок партии A.

C. 20 сентября 18 куколок поместили в жестяную коробку прямо на поверхность льда при температуре в помещении 3-4°R. Некоторых поместили в коробку в течение трех часов после трансформации и до того, как они затвердели; других - в течение шести часов, а третьих - в течение девяти часов. Всем им разрешили оставаться на льду в течение семи дней, что было самым продолжительным летним периодом куколки. После удаления все они казались мертвыми, оставаясь все еще мягкими, а когда стали твердыми, у них была сморщенная поверхность. Когда их привезли в Коулбург, они не подавали признаков жизни до 21 октября, когда погода стала жаркой (24 ° -25 ° R.), и за два дня появилось 15 бабочек, “все до одной*марсии*, несомненная форма среди них обоих полов”. Из этих бабочек 10 были самцами и 5 самками; из первых 5 были var. C, 4 вар. D и 1 вар. B, причем из последнего 1 была вар. C и 4 вар. D. Остальные 3 куколки погибли. Все бабочки этого выводка были миниатюрными, истощенными холодом, но те, что были со льда, были заметно меньше остальных. Все примеры var. Окраска нижней поверхности у B была более интенсивной, чем у любого другого, когда-либо виденного мистером Эдвардсом в природе, и единственный самец был так же темноокрашен, как и самки, чего также никогда не встречается в природе.

Далее мистер Эдвардс сравнивает поведение выводков коулбергов с поведением выводков того же вида в Катскиллских горах:—

Пример 5.—По прибытии в Катскиллс 18 июня несколько мужчин *Марсии*, вар. D, были замечены летающими, но ни одной самки. Это было ровно на месяц позже, чем были замечены первые самцы в Коулбурге. Первая самка была поймана 26 июня, другая - 27 июня, а третья - 28 июня, все *Марсия*, var. C. Таким образом, первая самка была найдена на тридцать восемь дней позже первой в Коулбурге. Больше не было видно ни женщин, ни *Тароса*. Три пойманных экземпляра были помещены на*Астер*, где два сразу отложили яйца61, которые были отправлены в Коулбург, где они вылупились 3 июля. Первая куколка сформировалась 20-го, бабочка - 29-го, так что периоды были следующими: яйцо шесть, личинка семнадцать, куколка девять дней. Пять процентов. после второй линьки личинки впали в летаргический сон. Таким образом, это было второе поколение бабочки после первой кладки яиц. Все появившиеся бабочки были *Tharos*, темные участки крыльев были интенсивно черными по сравнению с экземплярами из Коалбурга, и существовали другие различия в окраске, но общие особенности формы *Tharos* были сохранены. Это второе поколение всего на месяц отставало от второго в Коалбурге, и поскольку в 1875 году м-р Мид 27 июля и в последующие дни собрал яйца, из которых все личинки впали в спячку, это будет вторая кладка яиц, а получившиеся бабочки - первое поколение следующего сезона.

Таким образом, в Катскиллских горах этот вид является дигоневтическим, причем первое поколение - это *марсия* (зимняя форма), а второе - летняя форма. Определенная часть личинок из первого поколения впадает в спячку, и, по-видимому, все личинки из второго.

Обсуждение результатов.—В Коалбурге насчитывается четыре поколения этой бабочки, первое из которых - *Марсия*, а второе и третье - *Тарос*. Не было обнаружено ни одной из этих личинок, впавших в спячку. Четвертое поколение в описанных выше исключительных условиях

(Пример 4) произвело несколько*тарасов* и больше *марсий* в тот же сезон, большая часть личинок также впала в спячку. Если бы личинки этого выводка содержались в Коалбурге, где температура оставалась высокой в течение нескольких недель после того, как они покинули яйцо, то все бабочки были бы *здоровыми*, а личинки из их яиц впали бы в спячку.

Высота Катскиллских гор, где находился мистер Эдвардс, составляет от 1650 до 2000 футов над уровнем моря, а высота Коалбурга - 600 футов. Перенос личинок из Катскиллских гор в Виргинию (около 48 ° северной широты) и*наоборот*, помимо разницы в высоте, не оказал заметного влияния на бабочек из нескольких выводков, за исключением последнего, в котором климатические изменения оказали прямое влияние на часть из них как в отношении формы, так и размера. Стадии развития июньского выводка катскиллов, возможно, были в некоторой степени ускорены из-за переноса в Виргинию, но бабочки сохранили свои особенности окраски. (См. Пример.5.) Так же сохранилась привычка к летаргии.62 С другой стороны, майский выводок, вывезенный из Вирджинии в Катскилльские горы, не страдал задержкой развития. (См. Пример. 2.) Можно было бы ожидать, что все личинки этого последнего выводка, унесенные в горы, впадут в летаргию, но большинство сопротивлялось такой смене привычки. Из всех этих фактов можно сделать вывод, “что для натурализации незнакомца требуется время и что привычки и склонности, даже у бабочки, нельзя менять внезапно”.63

Было показано, что *Тарос* дигоневтичен в горах Катскилл и полигоневтичен в Западной Вирджинии, так что на большой высоте или в высоких широтах мы могли бы ожидать, что этот вид моногоневтичен и, вероятно, ограничен зимней формой *Marcia*. Эти условия выполняются в Острове Anticosti, а на противоположном берегу лабрадора (о лат. 50°), летом температура в этих районах будет примерно одинакова. Мистер Эдвардс утверждает, ссылаясь на авторитет мистера Купера, который собирал на острове, что*тарос* является там редким видом, но имеет широкое распространение. Позже 29 июля не было замечено ни одного экземпляра, после чего погода стала холодной, и было замечено очень мало бабочек любого вида. Представляется вероятным, что ни одна из бабочек Антикосты или Лабрадора не производит второго выводка. Все особи, исследованные в этих районах, были зимней формы.

В объяснение настоящего случая доктор Вайсман написал мистеру Эдвардсу: “*Марсия* - старая первичная форма вида, единственная в ледниковый период. *Тарос* является вторичной формой, возникшей в течение многих поколений под постепенно действующим влиянием летней жары. В ваших экспериментах холод заставил летнее поколение вернуться к первичной форме. Произошедшая реверсия была полной у самок, но не у всех самцов. Это доказывает, как мне кажется, что самцы изменяются или подвергаются более сильному воздействию летней жары, чем самки. Вторичная форма имеет более сильное телосложение у самцов, чем у самок. Когда я прочитал ваше письмо, мне сразу пришло в голову, не появятся ли весной самцы, которые не были чистокровными *Марсианами*, но имели летнюю форму или почти напоминали ее; и когда я дочитал до конца письма, я обнаружил, что вы особо упомянули, что это так! И мне напомнили, что то же самое наблюдается у*А. Леваны*, хотя и в менее разительной степени. Если бы мы обработали летний выводок *леваны* льдом, гораздо больше самок, чем самцов, вернулось бы к зимней форме. Этот пол более консервативен, чем мужской, и меняется медленнее”.

На чрезвычайную изменчивость *P. Tharos* указал более века назад Друри, заявивший: “Короче говоря, природа формирует такое разнообразие этого вида, что трудно установить границы или узнать все, что ему принадлежит”. Из различных названных разновидностей, по словам

мистера Эдвардса, “A, по—видимому, представляет собой смещение B в направлении, наиболее удаленном от летней формы, точно так же, как у *Papilio Ajax*, var. *Уолши* находится по ту сторону *Теламонида*, вдали от летней формы *Марцелла*”. Вар. C ведет от B через D непосредственно к летней форме, в то время как A непохож на эту последнюю разновидность больше, чем несколько отдельных видов рода, и его нельзя было бы заподозрить в каком-либо близком родстве, если бы не промежуточные формы. Вар. B считается наиболее близким к примитивному типу по следующим причинам: — Во-первых, это самая распространенная форма, преобладающая над всеми другими разновидностями в W. Virginia, и, кроме того, постоянно появляется у бабочек из куколок, подвергнутых охлаждению. Его отличительная особенность окраски встречается у родственных видов*P. Phaon* (штаты Персидского залива) и *P. Vesta* (Техас), оба из которых сезонно диморфны, и оба, по-видимому, ограничены в своих зимних выводках формой, соответствующей B из *Тароса*. В своем летнем размножении оба этих вида очень напоминают летнюю форму *Tharos*, и примечательно, что эти два вида, которые являются единственными (за исключением сомнительного *Batesii*), тесно связанными с *Tharos*, должны быть сезонно диморфными из большого числа видов рода.

М—р Эдвардс так объясняет рассматриваемый случай: “Когда *Фаон*, *Веста* и *Тарос* были еще только разновидностями одного вида, единственная окраска была той, что сейчас является общей для трех. По мере того, как они постепенно становились постоянными, или, другими словами, по мере того, как эти разновидности становились видами, *Тарос* давал начало нескольким подвидам, некоторые из которых со временем становились отчетливыми и хорошо заметными, в то время как два других, *Фаон* и *Веста*, оставались постоянными. По мере того как климат смягчался и лето становилось длиннее, у каждого вида появлялось летнее поколение; и в них все еще проявляется сходство кровного родства. Как зимние поколения каждого вида были во многом похожи, так и летние поколения, которые произошли от них, были во многом похожи. И если мы примем во внимание, что метрополия вида*Тарос*или, возможно, его родительского вида в то время, когда у него было всего одно годовое поколение, находилась где-то между 37° и 40 ° Атлантического склона, и в пределах которого все разновидности и подвиды как зимних, так и летних форм*Тароса* сейчас встречаются в поразительном изобилии, мы сможем увидеть, как возможно, что по мере отступления ледниковых холодов только часть разновидностей зимней формы могла распространиться на север, и только одна из них, наконец, достигла Атлантического океана. обитает в суббореальных регионах и удерживает владение по сей день как единственный представитель этого вида. И в очень ранний период первичная форма вместе с *Фаоном* и *Вестой*продвинулась на юг, где сейчас находятся все три”.

Эксперименты с Grapta Interrogationis.64

[*Сообщено* мистером У. Х. ЭДВАРДСОМ, *15 ноября 1879 г.*.]

Эксперименты с этим видом были проведены в июне 1879 г. на куколках из яиц, отложенных летней формой*Umbrosa* второго выводка в этом году, и полученных путем помещения самки в мешок на стебле хмеля. По мере формирования куколок и с интервалом от шести до двадцати четырех часов после окукливания (к этому времени все более старые полностью затвердевали) их помещали в ящик со льдом. Проводя этот эксперимент, мистер Эдвардс имел в виду три цели. 1. Выяснить, важно ли, чтобы воздействие проводилось сразу после окукливания, чтобы

произвести какие-либо изменения. во-вторых. Чтобы увидеть, насколько короткого периода будет достаточно, чтобы вызвать какие-либо изменения. Во-вторых. Приведет ли обнажение летних куколок к изменению формы полученной бабочки. Поскольку размножение из яйца*Umbrosa*в июне прошлого года,64 дали как *Umbrosa* (11), так и *Fabricii* (6), можно ожидать, что бабочки из полученных яиц, если оставить их в природе, будут обеих форм. Поскольку до настоящего времени было обнаружено, что последний или четвертый выводок в году - это *Fabricii*, а первый выводок весны, выросший из яиц *Fabricii* (отложенных в заточении), оказался полностью *Umbrosa*, последний, вероятно, является летней, а *Fabricii* - зимней формой. Два промежуточных выводка, *m.e.* 2-й и 3-й, дали обе формы. Этот вид впадает в спячку в состоянии имаго.

После того, как куколки пробыли в холодильнике четырнадцать дней, их всех извлекли, кроме 5, которые оставались еще на шесть дней. Несколько куколок умерли по истечении четырнадцати дней. Температура большую часть времени составляла 1 °-2 ° R.; но в течение нескольких часов каждый день повышалась по мере таяния льда и составила 3 °-6 ° R.

Из четырнадцатидневной партии было получено 7 бабочек, 3 самца и 4 самки. Из двадцатидневной партии 4 самца и 1 самка; все*умброзы*. Все изменилось в одной поразительной особенности. У нормального *умброзы* обоих полов,65 передних крыльев, на верхней стороне реберного края, следующего за задней краевой каймой и отделенного от нее значительным бурым пространством, имеется темное пятно, которое заканчивается немного ниже дискоидальной нервной жилки; внутри той же каймы под внутренним углом находится еще одно темное пятно, лежащее на субмедиальном промежутке. Между этими двумя пятнами, по всем срединным промежуткам, основной цвет насыщенный, очень слегка затуманенный темным.

У всех 4 самок, подвергавшихся воздействию холода в течение четырнадцати дней, появилась широкая черная полоса, пересекающая все крыло, непрерывная, однородного оттенка, покрывающая два пятна и почти сливающаяся от края до конца с краевой каймой, только неясная рыжеватая полоса в любом месте разделяла их. У самок с куколок, подвергнутых двадцатидневному воздействию, полоса присутствовала, но, хотя она была широкой и покрывала пространство между пятнами, она не была такой темной, как у других самок, и включала по краю ряд неясных красноватых лунул. Это точно так же, как у многих нормальных самок, и эта бабочка практически не изменилась.

У всех самцов пятна были диффузными, на вершине почти сливающимися с каймой. У 3 куколок, экспонировавшихся четырнадцать дней, эти пятна были соединены узкой темной полосой (сильно отличающейся от широкой полосы у самок), занимающей то же положение, что и помутнение у нормального самца, но почерневшей и несколько расплывчатой. В 4 примерах от двадцатидневных куколок эта соединительная полоса была едва ли такой же насыщенной и непрерывной, как в остальных 3. Помимо этого изменения в субмаргинальной области, при котором создается полоса там, где естественным образом были бы только два пятна, и небольшого помутнения промежуточных багровых поверхностей, не было заметно разницы в верхней поверхности между этими образцами обоих полов и длинным рядом естественных, размещенных рядом с ними.

С нижней стороны все самцы были одного типа, окраска очень интенсивная. По всей поверхности было значительно больше красного, как темного, так и бледного, чем в ряде

природных образцов, в которых преобладают оттенки коричневого и голубоватого оттенка. У самок с нижней стороны тела никаких изменений не наблюдалось.

Похоже, что четырнадцать дней были столь же эффективны для выработки изменений, как и более длительный период. Фактически, наиболее выраженные изменения были обнаружены у самок, подвергшихся воздействию более короткого периода. Также выясняется, что у этого вида холод вызовет изменения, если применять его после того, как куколка затвердеет. Такие же эксперименты были предприняты в 1878 году с куколками*Grapta Comma*. Их помещали на лед в течение от десяти минут до шести часов после формирования и выдерживали при температуре около 0 ° -1 ° R. в течение восемнадцати-двадцати дней, но каждая куколка погибала. Куколки*Папилио Аякса*, находившиеся в той же коробке и частично обнаженные вскоре после окукливания, не пострадали. Именно по этой причине ни одна из куколок *Interrogationis* не была помещена в коробку до истечения шести часов.

Далее выясняется, что холод может изменить отметины только на одной части крыла, а в тех случаях, когда он меняет темные отметины, меланизирует их; или он может углубить окраску нижней поверхности (как у самок в настоящем эксперименте). Самки в вышеупомянутом эксперименте, по-видимому, были наиболее восприимчивы к холоду, поскольку в них произошли наиболее решительные изменения.

Все полученные бабочки были одной формы, хотя можно было ожидать появления обеих при естественных обстоятельствах.

*Замечания доктора Вейсмана по поводу предыдущих экспериментов.*Автор настоящей работы, по моей просьбе, был настолько любезен, что представил следующие замечания по поводу экспериментов мистера Эдварда с *G. Допрос*:—

Интересные эксперименты мистера Эдвардса представлены здесь главным образом потому, что они показывают, сколько важных вопросов, связанных с сезонным диморфизмом, еще предстоит решить. Настоящие эксперименты предлагают не *прямое*, а, самое большее, лишь *косвенное* доказательство истинности моей теории, поскольку они показывают, что объяснение, противоположное моему, также в этом случае неприемлемо. Таким образом, мы имеем здесь, как и в случае с *Папилио Аяксом*, два из четырех годовых поколений смешанных,*то есть* состоящих из летних и зимних форм, и неизбежен вывод, что эти формы возникли не под *постепенным* действием тепла или холода. Когда из куколок одного и того же поколения, развивающихся при совершенно одинаковых внешних условиях, получаются обе формы бабочки, причина их разнообразия не может лежать в этих условиях. Это, скорее, должно зависеть от причин, врожденных в самом организме, *то есть*от унаследованных дублирующих тенденций, которые встречаются в одном поколении и в определенной степени конкурируют друг с другом за приоритет. Эти две формы, должно быть, возникли в более ранних поколениях, и нет ничего против точки зрения, что они возникли в результате постепенного усиления влияния температуры.

Однако в другом смысле в фактах, открытых Эдвардсом, можно усмотреть возражение против моей теории.

Под действием холода образовалась форма *Umbrosa*, которая летает в июне. Теперь мы должны быть склонны рассматривать var. *Умброса* как летняя форма, так и вар. *Fabricii*, который появляется осенью, впадает в спячку в состоянии имаго и откладывает яйца весной, в зимней

форме. Тогда было бы непонятно, почему var. *Умброзу* (*то есть*летнюю форму) следует выращивать холодным способом.

Но вполне возможно, что var.*Umbrosa* как и то, что var. *Fabricii* - зимняя форма. Мы не должны забывать, что у этого вида *ни одно из четырех годовых поколений не подвергается воздействию зимнего холода в состоянии куколки*. Следовательно, когда мы имеем дело с сезонным диморфизмом в таких случаях, полную уверенность в котором могут дать только продолжительные наблюдения за этой бабочкой, которая не очень часто встречается в Вирджинии, это должно зависеть от того факта, что ранее этот вид впадал в спячку в стадии куколки. Теперь возникает вопрос, какое из существующих поколений раньше было впавшим в спячку — первое или последнее?

Любой из них мог сделать это *априори*, в зависимости от того, поскольку лето у этого вида раньше было короче или длиннее, чем сейчас. Если имело место первое, то вар. *Fabricii* - более старая зимняя форма; в последнем случае var. *Umbrosa* - первоначальная зимняя форма, как теперь будет установлено более точно.

Если эксперименты, проведенные мистером Эдвардсом в ходе его интересных исследований, будут повторены в будущем всегда с теми же результатами, я был бы склонен объяснить этот случай следующим образом:

Это не var. *Fabricii*, а *Umbrosa*, зимнее поколение. Вследствие миграции вида на север и относительного сокращения лета это зимнее поколение было бы оттеснено на лето и, таким образом, утратило бы только часть зимних признаков, которыми оно обладало до этого времени. Последнее из четырех поколений, встречающихся в Вирджинии, встречается крайне редко, так что его следует рассматривать либо как одно из поколений, которое, как предполагается, сейчас зарождается, либо как одно, которое, как предполагается, сейчас исчезает. Последнее можно допустить. Несколько севернее это поколение было бы полностью подавлено, и третий выводок впал бы в спячку либо в виде имаго, либо в виде куколок или гусениц. В Вирджинии это третье поколение состоит из обеих форм. Мы можем ожидать, что дальше на север, по крайней мере, там, где оно зимует в виде куколок, оно будет состоять полностью или почти полностью из var. *Umbrosa*. Еще дальше на север, в горах Катскилл, как утверждает Эдвардс на основании его собственных наблюдений, у вида всего два поколения, и можно ожидать, что var. *Умброза* возникнет там в виде зимнего поколения.

Если вышесказанное верно, то тот факт, что второе поколение приобретает форму*Umbrosa* под действием холода, как это было в экспериментах Эдварда, становится объяснимым. Новая маркировка, характерная для этой формы, полученная таким способом, должна рассматриваться как полный возврат к истинной зимней форме, признаки которой частично утрачиваются, поскольку это поколение больше не подвержено влиянию зимы, но продвинулось к началу лета.

Приведенное выше объяснение, конечно, чисто гипотетическое; в настоящее время нельзя утверждать, что оно правильное. Все еще необходимы многочисленные расследования, основанные на достаточно большом количестве фактов, чтобы можно было попытаться с какой-либо определенностью объяснить это сложное дело. Я также не осмелился бы высказать какое-либо мнение по данному случаю, если бы не верил, что даже такое преждевременное и

совершенно неопределенное объяснение всегда может быть полезным в соответствии с принципом изобретательства,*т.е.*указывая путь, которым следует искать истину.

Насколько я знаю, еще не было предпринято попыток доказать с общей точки зрения интерполяцию новых поколений или исключение отдельных поколений из годового цикла в отношении причин и следствий. Исследование такого рода имело бы величайшее значение не только для изучения сезонного диморфизма, но и для выяснения вопросов гораздо более общего характера и было бы наиболее удовлетворительной проблемой для ученого энтомолога. Здесь мне, возможно, будет позволено чисто теоретически развить принципы, в соответствии с которыми должно проводиться такое расследование:

*Об изменении числа поколений годового цикла.*Изменение числа поколений, которые вид производит ежегодно, следует искать главным образом в изменениях климата и, следовательно, в удлинении или укорачивании периода тепла, или в увеличении или уменьшении тепла в течение этого периода; или, наконец, в обоих изменениях одновременно. Последний случай был бы наиболее частым, поскольку удлинение теплого периода, как правило, коррелирует с повышением средней температуры этого периода, и *наоборот*. Из других осложнений я могу здесь выделить следующее:—

Климатические изменения могут быть *активными* или *пассивными*, *т.е.* Они происходят в результате изменения климата или миграции и распространения вида на новые районы с другим климатом.

Благодаря удлинению лета, как я буду обозначать более короткую часть всего годового периода тепла, последнее поколение года продвинулось бы в своем развитии дальше, чем раньше; если, например, раньше оно впадало в спячку в состоянии куколки, то теперь оно проводило бы зиму в стадии имаго. Если произойдет дальнейшее удлинение лета, бабочки могут появиться достаточно скоро, чтобы отложить яйца осенью, а при еще большем удлинении из яиц также могут вылупиться личинки, которые вырастают и впадают в спячку в виде куколок. Таким образом, мы должны были бы интерполировать новое поколение, поскольку поколение, которое ранее впадало в спячку, было вынуждено шаг за шагом отступать к осени и лету. *Следовательно, при удлинении лета происходит регрессивное прерывание поколений*.

Полная противоположность происходит, если лето сокращается. В этом случае последнее поколение уже не было бы так развито, как раньше; например, оно могло бы не достичь стадии куколки, как раньше, в начале зимы, и, таким образом, впало бы в спячку на более молодой стадии, либо в виде яйца, либо в виде личинки. Наконец, из-за постоянного сокращения лета она появилась бы уже не в конце этого периода, а следующей весной; другими словами, она была бы устранена.*Соответственно, при сокращении лета происходит прерывание поколений путем продвижения*.

Следующие соображения, которые выдвигаются применительно к сезонному диморфизму, легко постижимы, по крайней мере, в той мере, в какой к ним можно прийти чисто теоретическими методами. Если бы лето стало короче, поколение, которое раньше впадало в спячку на стадии куколки, продвинулось бы дальше к весне. Это не обязательно привело бы к немедленной утрате зимних признаков, которыми оно обладало ранее. Произойдет ли это и в какой степени, скорее всего, будет зависеть от интенсивности воздействия летнего климата на данное поколение, а также от количества поколений, которые подверглись этому воздействию.

До настоящего времени не предпринималось попыток подвергать мономорфный вид воздействию повышенной температуры на протяжении нескольких поколений, чтобы получить приблизительную оценку скорости, с которой такие климатические воздействия могут вызывать изменения. По этой причине мы должны пока воздержаться от любых гипотез, относящихся к этому предмету.

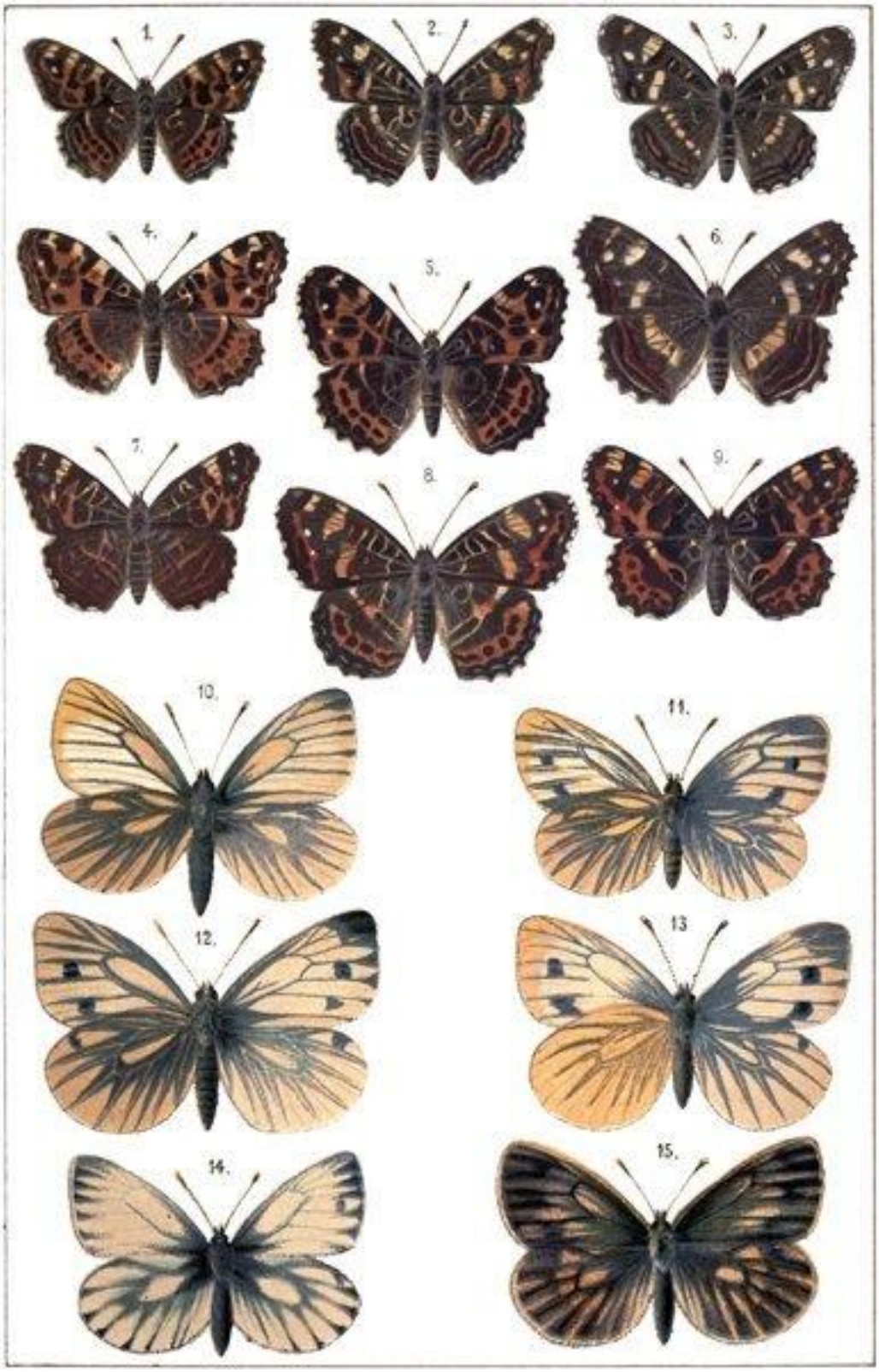
Нарушение смены поколений из-за сокращения лета может также происходить с видом таким образом, что поколение, ранее впадавшее в спячку, переходит на весну, а последнее из летних поколений в то же время достигает начала зимы. Затем последние впадали бы в спячку в состоянии куколки и рано или поздно также приняли бы зимнюю форму под действием зимнего холода. В этом случае у нас должно быть два поколения, более или менее полностью обладающих зимней формой, причем старое зимнее поколение сейчас постепенно утрачивает зимние черты, а новое зимнее поколение постепенно приобретает эти черты.

В обратном случае, *m.e.*При удлинении лета, у нас были бы те же возможности, только с той разницей, что нарушение поколений происходило бы в обратном направлении. В этом случае может случиться так, что бывшее зимнее поколение превратится в осенний выводок и более или менее сохранит свои признаки в течение длительного периода. Здесь также должно было появиться новое зимнее поколение, как только прежний весенний выводок настолько ретроградизировался, что его куколки впали в спячку.

Я слишком хорошо осознаю, насколько теоретичны эти предположения. Очень возможно, что наблюдение за природой внесет необходимость в многочисленные исправления. Например, я предположил, что каждый вид способен, при необходимости, приспособить любую из стадий своего развития к зимней спячке. Так ли это на самом деле, предстоит выяснить из дальнейших исследований; в настоящее время мы знаем только, что многие виды впадают в спячку на стадии яйца, другие - в личиночном состоянии, третьи - в виде куколок, а третьи - в совершенном состоянии. Мы знаем также, что многие виды впадают в спячку в несколько стадий одновременно, но мы не знаем, обладает ли каждая стадия каждого вида одинаковой способностью приспосабливаться к холоду. Если бы это было не так, вышеприведенные предположения пришлось бы значительно изменить. Чтобы заняться этим предметом и полностью овладеть всеми фактами, связанными с ним, натуралистам пришлось бы посвятить все свое время и энергию отряду чешуекрылых, чего я был не в состоянии сделать.

Таким образом, из предложенных соображений следует, что явления сезонного диморфизма могут зависеть от чрезвычайно сложных процессов, так что не нужно удивляться, если в настоящее время лишь несколько случаев поддаются определенному анализу. Однако мы должны также признать, что для науки более выгодно иметь возможность в первую очередь анализировать простейшие случаи посредством селекционных экспериментов, чем заниматься угадыванием случаев, которые настолько сложны, что в настоящее время невозможно раздобыть все материалы, необходимые для их решения.

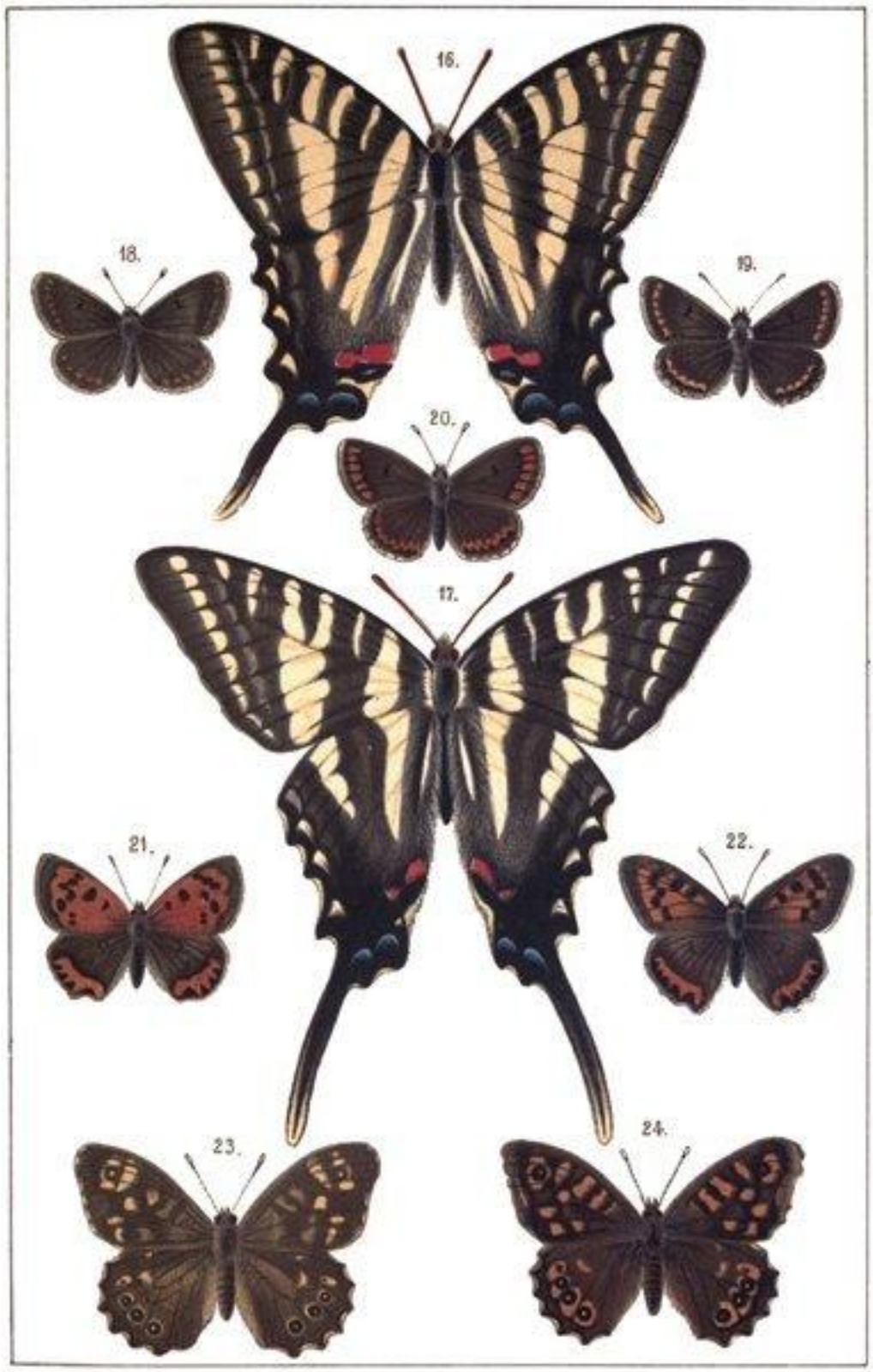
Табличка I.



Август. Пинкс Вайсмана.

Lith. J. A. Hofmann, Würzburg.

Табличка II.



Август. Пинкс Вайсмана.

Lith. J. A. Hofmann, Würzburg.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЧЕК.

Табличка I.

Рис. 1. Самец *Araschnia Levana*, зимняя форма.

Рис. 2. Самка *A. Levana*, зимняя форма.

Рис. 3. Самец *A. Levana*, искусственно выведенная промежуточная форма (так называемая *Порима*).

Рис. 4. Самка *A. Levana*, промежуточная форма (*Porima*), искусственно выведенная из летнего поколения, полностью совпадающая по маркировке с зимней формой и отличающаяся от нее только несколько более темным основным окрасом.

Рис. 5. Самец *A. Levana*, летняя форма (*Prorsa*).

Рис. 6. Самка*A. Levana*, летняя форма (*Prorsa*).

Рис. с 7 по 9. Промежуточные формы (*Porima*), искусственно выведенные из первого летнего поколения.

Рис. 10 и 11. Самец и самка *Pieris Napi*, зимняя форма, искусственно выведены из летнего поколения; желтый основной цвет нижней стороны задних крыльев ярче, чем у естественной зимней формы.

Инжир. 12 и 13. Самец и самка *Pieris Napi*, летняя форма.

Рис. 14 и 15. *Пиерис Напи*, вар. *Брионии*, самец и самка, выращенные из яиц.

Табличка II.

Рис. 16. *Папилио Аякс*, вар. *Теламониды*, зимняя форма.

Рис. 17. *P. Ajax*, вар. *Марцелл*, летняя форма.

Рис. 18. *Плебей возрастной* (*Алексис*, скоп.), немецкая зимняя форма.

Рис. 19. *P. Agestis* (*Alexis*, Скоп.), немецкая летняя форма.

Рис. 20. *P. Agestis* (*Alexis*, Скоп.), итальянская летняя форма. (Главное различие между рис. 19 и 20 заключается в нижней стороне, которая здесь не может быть представлена.)

Рис. 21. *Polyommatus Phlæas*, зимняя форма, с Сардинии; немецкое зимнее и летнее поколения совершенно схожи.

Рис. 22. *P. Phlæas*, летняя форма, из Генуи.

Рис. 23. *Парарга Эгерияиз* Фрайбурга, Баден.

Рис. 24. *P. Meione*, южная климатическая форма *эгерии* с Сардинии.

КОНЕЦ ЧАСТИ I.

ИССЛЕДОВАНИЯ По ТЕОРИИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ.

Часть II.
О КОНЕЧНЫХ ПРИЧИНАХ ТРАНСФОРМАЦИИ.

I.
ПРОИСХОЖДЕНИЕ ОТМЕТИН ГУСЕНИЦ.

Введение.

Общая идея, послужившая толчком к исследованиям, описанным в настоящем эссе, уже была выражена в Предисловии, где также объяснялось, почему для проверки этой идеи были выбраны отметины гусениц, и особенно личинок сфинксов.

Задача представилась в следующей форме: — Чтобы проверить упомянутую идею, необходимо исследовать, могут ли все формы маркировки, встречающиеся у личинок сфинксов, быть или не быть отнесены к известным трансформирующим факторам.

В том, что естественный отбор порождает большое количество признаков, можно сомневаться так же мало, как и в том, что многие изменяющиеся внешние воздействия могут вызывать изменения в организме прямым действием. То, что эти два трансформирующих фактора вместе с соответствующими им изменениями способны порождать *все* признаки, какими бы незначительными они ни были, действительно утверждалось, но еще никогда не было доказано. Однако мне показалось, что решение проблемы особенно зависит от этого момента. Теперь нас больше не интересует доказательство того, что изменяющаяся среда воздействует на организм — это уже было показано, — но мы должны иметь дело с вопросом, является ли *каждое изменение* результатом воздействия окружающей среды на организм. Если бы было возможно проследить все встречающиеся формы отметин до одного из известных факторов видовой трансформации, можно было бы, таким образом, показать, что здесь, по крайней мере, “врожденная способность к развитию” не имела никакого эффекта; если бы это было невозможно, *т.е.* Оставались ли остаточные отметины, которые нельзя было объяснить, тогда понятие “врожденного принципа развития” нельзя было бы сразу полностью отбросить.

Попытка решить эту проблему должна начинаться с получения морфологической основы, чтобы с помощью этих средств можно было максимально представить филетическое развитие

отметин. Нельзя с уверенностью утверждать,*на первый взгляд*, можно ли здесь обнаружить какую-либо форму развития, соответствующую закону, но вскоре становится очевидным, что в значительной степени так оно и есть. У всех видов молодые гусеницы отмечены иначе, чем взрослые особи, и у многих отметины меняются с каждой из пяти стадий роста, обозначенных четырьмя экдизами, причем эта постепенная трансформация отметин является “развитием” в истинном смысле этого слова, *m.e.*, возникновением сложного из простого, развитием признаков из ранее существовавших, и никогда непостоянной, несвязанной серией *per saltum* изменений. Это развитие отметин у индивидуумов очень хорошо раскрывает их филетическое развитие, поскольку не может быть сомнения в том, что здесь мы сохранили в онтогенезе, как я более полно установлю далее, очень слегка измененную картину филетического развития. Последнее могло быть лишь слегка “фальсифицировано” в этих случаях, хотя на самом деле оно значительно сокращено, и то в очень разной степени; в наибольшей степени у тех видов, которые наиболее продвинуты в своем филетическом развитии, и в наименьшей степени у тех, которые менее продвинуты. Отсюда вытекает ценность возможности сравнивать большое количество видов с точки зрения их онтогенеза. К сожалению, однако, это было возможно лишь в очень ограниченной степени.

Самые молодые личиночные стадии - это те, которые имеют наибольшее значение для выявления филетического развития, потому что они знакомят нас с признаками прародителей существующих видов. Поэтому для этих исследований в первую очередь необходимо получить оплодотворенные яйцеклетки. Самки *сфингид*, однако, обычно не откладывают яйца в условиях изоляции, их66 или самое большее очень небольшое количество. В случае многих видов (*Deilephila Galii*, *D. Lineata*, *D. Vespertilio*, *D. Hippophaës*) По этой причине, к сожалению, я не смог наблюдать за развитием событий в целом, а такие наблюдения, по всей вероятности, дали бы особенно ценную информацию.

Мне, безусловно, удалось обнаружить молодых личинок некоторых из вышеперечисленных, а также других видов на их пищевых растениях, но даже в наиболее благоприятных случаях только особей второй стадии и, как правило, старше. Когда, однако, несмотря на это несовершенство материалов и несмотря на важные пробелы, неизбежно возникающие таким образом в этих сериях наблюдений, тем не менее удалось составить в целом достаточно полную картину филетического развития отметин сфинкса, это хорошо показывает, какое плодородное поле открывается при исследовании этого предмета, и, я надеюсь, послужит стимулом для других не только заполнить различные пробелы в небольшом семействе *Sphingidae*, но и изучить другие семейства чешуекрылых. аналогичным образом. Такое исследование *Papilionidae* представляется мне особенно желательным; не только немногих европейских, но также американских и индийских видов. С этой точки зрения мы практически ничего не знаем о самых молодых стадиях развития *папилиозных* личинок. Ни в одной энтомологической работе не дается описания формы и маркировки только что вылупившихся личинок, даже в случае самых распространенных наших видов (*Papilio Machaon* и *P. Podalirius*), и я полагаю, что не зайду слишком далеко, утверждая, что до настоящего времени никто не наблюдал их на этой ранней стадии.67 Если, однако, мы примем во внимание, что в этих молодых гусеницах мы сохранили для нас родительскую форму, вымершую веками, существующего вида *Papilio*, то, несомненно, будет чрезвычайно интересно точно познакомиться с ними, сравнить их с самыми ранними стадиями родственных видов и проследить постепенное расхождение последующих стадий в разных направлениях, формируя таким образом картину филетического развития эволюционирующей группы. В ходе таких наблюдений, несомненно, были бы получены

многочисленные побочные результаты. Исследования такого рода, независимо от того, проводились ли они на этой или на любой другой группе, показали бы, прежде всего, истинное систематическое сходство форм,*т.е.*, их *генеалогическое* сходство, и это лучше, чем могло бы быть показано только морфологией совершенных насекомых или взрослых гусениц. Если я сомневаюсь в обосновании этих выводов относительно развития отметин Сфинкса, о которых идет речь в настоящем эссе, то это полностью вытекает из знания несовершенства фактической базы. Если бы, однако, благодаря объединенным трудам многих исследователей индивидуальное развитие всех *существующих в настоящее время видов*сфингид было бы ясно представлено нам в какой-то будущий период, мы бы тогда не только пришли к знанию относительного возраста различных видов, родов и семейств, но и пришли бы к объяснению природы их родства.,,,.,,,,,,,,,,,,,,,,

Ошибочно утверждать, что Классификация должна принимать во внимание только отношение формы; что она должна и может быть не чем иным, как выражением отношения формы. Последнее, безусловно, является нашим единственным показателем кровного родства, но те, кто придерживается утверждения, что форма и кровное родство отнюдь не всегда синонимичны, несомненно, правы. В будущем эссе я приведу факты, которые не оставляют сомнений на этот счет и в то же время доказывают, что современные систематики — особенно в отряде чешуекрылых — всегда стремились — хотя и совершенно бессознательно — сделать кровное родство основой своей классификации. Только по этой причине личинки и куколки могли бы иметь важное значение для создания систематических групп, хотя, конечно, часто нерегулярным образом.

Следует признать, что до тех пор, пока мы можем сравнивать виды одной группы с видами другой *только по одной форме*, мы часто не в состоянии установить кровное родство.68 В таких случаях мы можем определить последнее только по родству форм, а поскольку они не всегда параллельны, любой вывод, основанный на одной форме, должен быть очень необоснованным. Если бы, например, бабочки появлялись непосредственно из яйца, не проходя никакой личиночной стадии, одно только сравнение их сходства формы имело бы систематическую ценность; мы объединили бы их в группы только на основании этого сходства, и образование этих групп тогда во многом зависело бы от значения, придаваемого тому или иному признаку. Таким образом, мы могли бы впасть в ошибку не только из-за различной оценки признаков, но еще больше из-за того, что два вида, находящиеся в близком кровном родстве, часто отличаются друг от друга по форме в большей степени, чем от других видов. У нас не должно быть никаких гарантий, что наша концепция родства форм выражает генеалогическую связь видов. Но все было бы совсем по-другому, если бы каждый вид представлял себя в двух или трех различных формах. Если бы у двух видов или родов бабочки, а также личинки и куколки проявляли одинаковую степень родства по форме, вероятность того, что это выражало также кровное родство, была бы чрезвычайно велика. Такое совпадение, конечно, происходит не всегда, и когда эти различные стадии связаны по форме в неодинаковой степени, проблема тогда состоит в том, чтобы решить, какие из этих отношений выражают генеалогию. К такому решению может быть трудно прийти в единичных случаях, поскольку гусеница может отличаться по форме от следующего кровнородственного вида в большей степени, чем бабочка, или, наоборот, бабочка может отличаться от ближайшего кровнородственного вида в большей степени, чем гусеница.

Для таких случаев остается история развития гусеницы, которая почти всегда предоставит нам в определенной степени информацию, касающуюся истинного генеалогического родства форм, потому что она всегда раскрывает часть филетического (наследственного) развития вида. Если мы видим два вида бабочек, совершенно непохожих по форме крыла и другим признакам, мы должны быть склонны, несмотря на многие совпадения между ними, отнести их к совершенно разным родам. Но если бы мы тогда обнаружили, что не только их взрослые личинки сходились во всех деталях маркировки, но и что все филетическое развитие этих отметин, как показывает онтогенез личинок, шло совершенно одинаковым курсом у обоих видов, мы, несомненно, пришли бы к выводу, что они обладали близким кровным родством и должны были бы отнести их близко друг к другу в одном роде. Такой пример дают два бражника,*Chærocampa Elpenor* и *C.Porcelus*, как будет показано в ходе этих исследований. Эти два вида были отнесены Уокером к разным родам, и таким образом было правильно представлено видовое родство imagines, поскольку *Porcelus* (imago) действительно более близок по форме к видам рода *Pergesa*, Walker, чем к видам рода *Chærocampa*.69 Тем не менее, эти виды должны оставаться в одном роде, поскольку никакая другая компоновка не выражает степень их кровного родства.

Таким образом, глубокое знание стадий развития гусениц предлагает, даже с систематической точки зрения, бесценное средство для определения степени кровного родства, и с этой точки зрения мы должны считать изучение гусеницы более важным, чем изучение совершенного насекомого. Конечно, не все группы были бы столь богаты информацией, как *Sphingidae* или, как я склонен полагать, *Papilionidae*, поскольку не все семейства гусениц обладают таким выраженным и разнообразным рисунком и не представляют такой разнообразной и характерной формы тела. Представление об истинном,*m.e.* кровном родстве, и через это образование естественных групп с какой-либо полнотой, безусловно, можно искать только тогда, когда мы близко знакомы с различными стадиями развития личинок многочисленных видов в каждой группе, от их выхода из яйца до периода окукливания. Тогда стало бы ясно генеалогическое родство многих форм, имеющих в настоящее время сомнительное систематическое положение. Это исследование, однако, не могло быть работой одного человека; не только потому, что материалов для наблюдений слишком много, но, прежде всего, потому, что они разбросаны по слишком широкому полю. Недостаточно изучать только европейские виды — мы должны стремиться узнать как можно больше о чешуекрылых всего мира. Но такие наблюдения можно проводить только на месте. Почему бы не иметь возможности проследить развитие яйца даже под тропическим небом и посвятить размножению и наблюдениям часть того времени, которое обычно тратится на простое собирание? Возможно, мне удастся убедить некоторых из многих превосходных и внимательных наблюдателей среди энтомологов, что помимо необходимого и ценного поиска новых форм, существует другая область, в которой можно успешно работать, а именно точное исследование развития известных видов.

Первая часть настоящего эссе состоит из определения этого развития у тех видов *Sphingidae*, которые были мне доступны. Последовательно рассматриваются семь родов, некоторые полностью, а другие только на некоторых из их стадий; и, таким образом, я стремился представить картину хода развития отметин в каждом роде, сравнивая виды друг с другом и с родственными формами в тех случаях, когда молодые стадии были неизвестны. В этой части, насколько это возможно, были приведены только факты, а обработка последних в виде общих выводов о разработке маркировки была оставлена для второй части. Однако полного отделения

фактов от обобщений провести не удалось; оказалось удобным завершить описание каждого рода кратким изложением результатов, полученных на различных видах.

После установления того, что отметины гусениц-сфинксов подверглись чрезвычайно постепенному филетическому развитию, подчиняющемуся закону, в определенных фиксированных направлениях,показалось желательным исследовать причины первого появления этих отметин, а также их последующего развития. Вопрос о биологическом значении маркировки здесь выдвинулся на первое место для решения, и этому предмету посвящен третий раздел. Если утверждать, что маркировка не имеет значения для жизни насекомого или что она является таковой лишь в исключительных случаях и что в действительности, как это кажется, она носит характер чисто морфологической, *m.e.*физиологической незначительности, то ее поразительное филогенетическое развитие, соответствующее закону, не может быть объяснено ни одним из известных факторов видовой трансформации, и мы должны были бы предположить действие врожденной преобразующей способности. В настоящих исследованиях этот вопрос, в частности, широко рассматривался, и принимались во внимание не только отметины гусениц-сфинксов, но и отметины гусениц в целом. Полученные результаты действительно противоречат этому предположению — показано, что маркировка является признаком чрезвычайной важности для жизни вида, и признание филетической жизненной силы должно быть исключено, по крайней мере, с нынешней точки зрения. Это подводит к пятому разделу, в котором я попытался проверить некоторые возражения против признания “филетической жизненной силы”. Наконец, в шестом разделе приводится краткое изложение полученных результатов.

Теперь я могу добавить несколько пояснений, которые необходимы для понимания последующих описаний. Оказалось невозможным избежать введения некоторых новых технических деталей для описания различных элементов маркировки личинок, тем более что к последнему необходимо было относиться с научной точки зрения. Поэтому я выбрал самые простые и наиболее очевидные обозначения, все из которых уже использовались различными авторами, но не в каком-либо строго определенном смысле. Под "спинной линией” я понимаю ту, которая проходит по середине спины; линии выше и ниже дыхалец будут соответственно обозначены как “супра-” и “инфраспиракулярные” линии, а линия между спинной и дыхалец - как “субдорсальная линия”. Различие между “кольцевыми пятнами" и “глазными пятнами" станет очевидным в ходе расследования. Беглый взгляд на любое из существующих описаний личинок покажет, насколько необходимым было введение точной терминологии. Даже когда последнее является точным настолько, насколько это возможно, отсутствие точных выражений не только делает описания излишне длинными, но и значительно увеличивает трудность сравнения одного вида с другим, поскольку мы никогда не можем быть уверены, применимо ли одно и то же обозначение к одному и тому же гомологичному признаку. Например, когда о личинке *Chærocampa Elpenor* говорят, что у нее “светлая продольная линия по бокам грудных сегментов”, это утверждение действительно верно; но не очевидно, находится ли эта линия выше или ниже, и, следовательно, не видно, является ли она эквивалентом продольной линии “по бокам” сегментов у других видов. Если, однако, сказано, что эта линия является “*подкорковой* на грудных сегментах и на одиннадцатом брюшном сегменте”, то тем самым указывается, что здесь мы имеем остаток той же маркировки, которая обнаруживается полностью развитой у многих других личинок сфинксов и, действительно, на молодых стадиях того же вида. Популярный до сих пор способ описания гусениц на самом деле ненаучен; описания были сделаны не с целью определения *морфологии* личинок, а просто для

удовлетворения практической потребности в возможности легко идентифицировать любой вид, который может быть найден: даже для этой цели, однако, было бы лучше использовать более точный способ описания.

I.

Онтогенез и морфология сфинкса-Отметины.

РОД CHÆROCAMPA, DUPONCHEL.

Хотя я ни в коем случае не выступаю за чрезмерное разделение родов, я придерживаюсь мнения, что род Оксенхаймера *Deilephila* был правильно разделен Дюпончелем на два рода *Chærocampa* и *Deilephila*, *в строгом смысле*. Такое разделение может показаться необязательным, если мы рассматриваем только совершенных насекомых; но история развития гусениц показывает, что существует широкое разделение между двумя группами видов, которые, однако, являются ответвлениями одного стебля.

Черокампа Элпенор, Линн.

Некоторые пойманные самки откладывали одиночные яйца редко на траву, дерево и особенно на тарлатан, которым была покрыта клетка для размножения. Яйца почти сферические, но несколько сжатые, травянисто-зеленого цвета, немного светлее и несколько крупнее (1,2 миллиметра), чем у *Deilephila Euphorbiae*. Во время развития эмбриона яйцеклетки сначала стали желтовато-зелеными, а затем и желтоватыми.

Первый этап.

Молодые гусеницы достигают четырех миллиметров в длину и сразу после вылупления становятся не зелеными, а желтовато-белого опалесцирующего цвета, большой и несколько изогнутый хвостовой рог черного цвета. Гусеницы были настолько прозрачными, что при небольшом увеличении можно было прекрасно разглядеть нервную, трахеальную и пищеварительную системы. Как только личинки начинали питаться (на*Epilobium parviflorum*), они становились зелеными из-за того, что пища проникала через кожицу, но последняя также постепенно приобретала темно-зеленый цвет (стр. IV., рис. 17). Все образцы (числом около двадцати) были совершенно одинаковыми и не имели *никаких следов маркировки*.

Второй этап.

Первый шелушение произошло через 5-6 дней, длина гусениц составляла от девяти до десяти миллиметров. После этой первой линьки они приобрели ярко-зеленый цвет, рог, который на первой стадии был черным, стал немного красным у основания, в то время как тонкая белая подпороговая линия тянулась от рога к голове (рис. 18). Голова и ноги были зелеными; границы между сегментами выглядели как тонкие светлые кольца, и вся верхняя поверхность сегментов также была пересечена тонкими поперечными кольцами, как это было и на первой стадии.

В начале нынешней стадии не было обнаружено никаких следов глазных пятен; но через несколько дней после первой линьки было замечено, что белая подплечная линия больше не была прямой на четвертом и пятом сегментах, а изогнулась вверх в виде двух маленьких полумесяцев. Последние вскоре выделялись сильнее, благодаря заполнению их впадин более темным зеленым цветом. Это первые зачатки глазных пятен (фиг. 19 и 30). Очень тонкая белая линия теперь соединяла дыхальца (инфраспиракулярная линия), и ее можно было проследить от последнего сегмента до головки. Эта линия больше не участвует в последующем нанесении разметки,но исчезает на следующем этапе. Кроваво-красный цвет основания черного хвостового рога сохраняется до пятой стадии, а затем также исчезает.

Перед второй линькой, которая происходит еще через 5-6 дней, гусеницы, достигавшие около 1,3 сантиметра в длину, приобрели характерную для них сужающуюся, слизеподобную форму. Я не заметил, чтобы личинки на этой стадии обладали способностью втягивать три передних сегмента в два последующих, как это часто можно наблюдать у взрослых особей; и эти два сегмента не были столь поразительно увеличены, как в более ранний период.

Третий этап.

После второго экдеза маркировка и окраска изменяются только в отношении глазных пятен. Вогнутости серповидных участков подгрудной линии становятся черными,70 при этом остальная часть этой линии теряет большую часть своей белизны и, таким образом, становится менее отчетливой, в то время как полумесяцы приобретают вид маленьких глазных пятен (рис. 20). На этой стадии изогнутые участки в форме полумесяца подготавливаются к полному отделению от остальной части подгрудной линии; и непосредственно перед третьей линькой глазные пятна становятся резко очерченными как спереди, так и сзади, в то время как черный основной окрас изгибается вверх, а белые пятна постепенно приобретают линзовидную форму и начинают увеличиваться (рис. 21).

Четвертый этап.

Третья линька происходит еще через 5-6 дней, после чего глазные пятна становятся очень заметными. Белое ядро переднего пятна имеет почковидную форму, а ядро заднего пятна яйцевидную; в то время как черный основной окрас проходит тонкой каймой вверх по бокам пятен, но не окружает их полностью до конца нынешней стадии (рис. 21).Центральная часть белых пятен в то же время приобретает специфический фиолетово-коричневый цвет с переходом к желтому вверху, только периферическая область остается чисто белой.

От подглазничной линии теперь можно различить только следы, и они сохраняются с почти неизменной интенсивностью, иногда до последней стадии, оставаясь с наибольшей стойкостью на трех передних и предпоследнем сегментах, в то время как на тех, которые содержат глазные пятна,*т.е.*, четвертом и пятом, не остается и следа. На современном этапе своеобразное смешение цветов становится очевидным по всей верхней поверхности; зеленый цвет больше не однороден, но теперь появляется смесь коротких и слегка извилистых темно-зеленых полос на более светлом фоне. На боках гусеницы эти полосы, которые сначала нечеткие, но становятся более ярко выраженными на следующей стадии, расположены наклонно на дыхальцах, причем нижние части направлены вперед.

Пятая стадия.

Четвертая линька происходит через 7-8 дней после третьей, гусеница достигает 4-5 сантиметров в длину. Хотя все наблюдавшиеся до сих пор образцы, за одним исключением, были светло-зелеными, теперь они в основном изменили свой цвет и стали темно-коричневыми. Только в одном случае коричневый цвет появился на предыдущей (четвертой) стадии. Упомянутые ранее бороздки выглядят как тусклые и прерывистые грязно-желтые полосы, причем тот же грязно-желтый цвет непрерывно проявляется по бокам четырех передних сегментов. От подглазничной линии теперь виден только отчетливый след на одиннадцатом и трех передних сегментах, в то время как на третьем сегменте начинает отчетливо проявляться образование другого глазного пятна по локальному отложению черного (рис. 23). Это третье пятно, однако, не становится полностью развитым ни на этой, ни на последней стадии, но субдорсальная линия остается непрерывной на трех передних сегментах. Среди других изменений на этой стадии происходит значительное укорочение хвостового рога, который в то же время теряет свой красивый черный и красный цвета и становится коричневатым.

Два больших глазных пятна в настоящее время почти достигли полного развития. Белое пятно в форме почки полностью окружено черным; и на коричневых, красных и желтых оттенках, присутствующих в этом пятне на последней стадии, появилось почти черное пятно - зрачок глаза (рис. 33). Чтобы установить определенную терминологию для различных частей глазного пятна, я буду обозначать зрачок как “ядро”, светлую поверхность, на которой стоит зрачок, как “зеркало”, а черную поверхность, которая окружает зеркало, как “основную область”.

На этой пятой стадии личинка достигает в длину шести сантиметров, после чего происходит пятая линька, а на шестой стадии гусеница становится готовой к окукливанию. После нынешней стадии не происходит никаких разительных изменений окраски или маркировки, а только некоторые незначительные изменения, которые, однако, представляют наибольший теоретический интерес.

Шестой этап.

На этой стадии глазоподобный вид пятен на передних сегментах становится еще более отчетливым, чем на пятой стадии; в то же время эти пятна повторяются на всех остальных сегментах с пятого по одиннадцатый, хотя, конечно, без зрачков и проявляются только в виде рассеянных глубоких черных пятен, в морфологическом значении которых, однако, не может быть ни малейшего сомнения. Они расположены в точно таких же положениях на 5-11 сегментах, что и на третьем и четвертом — ближе к передней части, а также выше и ниже поддорсальной линии. Часто можно распознать слабые признаки последнего (рис. 23).

У всех темно-коричневых особей повторяющиеся пятна можно обнаружить только при благоприятном освещении и после близкого знакомства с гусеницей; но у светло-коричневых и зеленых особей они кажутся очень четко очерченными.

Есть еще один новый персонаж, которого я никогда не наблюдал в более ранний период, чем шестая стадия, а именно. маленькие точки, которые появляются парами у заднего края сегментов 5-11. Эти точки не могли развиться из подпороговой линии, поскольку они расположены выше последней. Их цвет варьируется в зависимости от основного цвета гусеницы, но он всегда светлее: светло-зеленый у зеленых экземпляров, тускло-желтый у светло-коричневых и серый у черновато-коричневых гусениц. Эти “спинные пятна”, как я буду

их называть, представляют интерес главным образом потому, что они присутствуют у *Chærocampa Porcelus*, у этого вида они появляются на одну стадию раньше, чем у *C. Elpenor*.

Chærocampa Porcelus, Линн.

Самки, пойманные на лету, откладывают в гнездовую клетку одиночные яйца светло-зеленого цвета, сфероидальной формы, очень похожие на яйца*C. Elpenor*.

Первый этап.

Гусеницы при первом вылуплении достигают 3,5 мм в длину и имеют однородную светло-зеленую окраску с тонкой белой поперечной линией по заднему краю каждого сегмента, точно подобной той, которая появляется на второй стадии*C. Elpenor*. Они еще больше напоминают последний вид тем, что демонстрируют тонкую белую линию спины, которую легко распознать невооруженным глазом (рис. 24). Хотя взрослая личинка отличается от всех других известных видов *Chærocampa* отсутствием хвостового рога, отчетливый, но очень маленький рог, тем не менее, присутствует на этой первой стадии и действительно сохраняется на протяжении всего процесса развития, но в дальнейшем не увеличивается в размерах и, таким образом, постепенно становится настолько маленьким по сравнению с размером гусеницы, что его можно совершенно не заметить.

Первая линька происходит через 4-5 дней.

Второй этап.

Сине-зеленая окраска остается неизменной; но несколько более темная зеленая спинная линия становится заметной посередине спины (спинной сосуд?), а подкорковая линия теперь становится очень широкой и чисто белой, гораздо более заметной, чем на любой стадии*C. Elpenor* (рис. 25). На этой стадии происходит сужение трех передних сегментов, и на дыхальцах отчетливо выделяются косые темно-зеленые полосы на более светлом фоне. Как и у*C. Elpenor*, первые следы будущих глазных пятен появляются на второй стадии; в данном случае не в виде искривления подглазничной линии, а в виде пятнообразного расширения последней, более яркого белого цвета, чем несколько зеленоватый цвет остальной части линии.

Третий этап.

После второй линьки формирование темной “основной зоны” глазных пятен начинается с появления небольшого коричневого оттенка по нижнему краю переднего из белых пятен, причем эта окраска постепенно увеличивается в объеме и глубине. В то же время оба пятна становятся более резко отличимыми от подпорзальной линии, которая постоянно становится более зеленой (рис. 27). Коричневый цвет вскоре обрастает белизной переднего глазного пятна, которое становится настолько совершенным; в то время как завершение окраски заднего пятна происходит медленно впоследствии. Следовательно, образование глазных пятен у этого вида происходит не быстрее, чем у *C. Elpenor*.

В конце нынешней стадии длина гусеницы составляет около четырех сантиметров; основной цвет по-прежнему морской; подпороговая линия значительно уменьшена, полностью исчезая у нижнего края, но оставаясь резко очерченной выше на фоне зеленого основного цвета (рис. 26).

Четвертый этап.

После третьей линьки все гусеницы (5) стали коричневыми, следовательно, это изменение произошло на одну стадию раньше, чем обычно бывает у *C. Elpenor*. В единичных случаях коричневый цвет появлялся на третьей стадии. Подкорковая линия исчезла со всех сегментов, кроме трех первых и последнего. Глазные пятна теперь быстро достигли полного развития; они содержали черный зрачок и придавали насекомому поистине отталкивающий вид, когда, почувствовав угрозу, оно втягивало передние сегменты и расширяло четвертый (рис. 28). Глазные пятна пятого сегмента развиты гораздо слабее, чем у*C. Elpenor*; они остаются маленькими, и их нелегко обнаружить. С другой стороны, теперь на всех сегментах, за исключением последнего, как и на шестой стадии *C. Elpenor*, появляются отчетливые зачатки глазных пятен, которые представляют собой неправильные, округлые, черные пятна на передних границах сегментов, на высоте бывшей подпороговой линии. В этой последней области черный пигмент расположен в виде продольной полосы, и к ней добавляется срединная линия, образующая в целом отметину, которая, возможно, делает гусеницу еще более пугающей для ее врагов. Однако эта маркировка отчетливо видна только на трех первых сегментах. “Спинные пятна”, упомянутые в случае с*C. Elpenor*, затем очень отчетливо проявляются на сегментах 5-11.

Гусеницы продолжали питаться в течение одиннадцати дней после третьей линьки, в конце этого периода произошла четвертая линька, но без каких-либо изменений маркировки. Затем личинки зарываются в землю, и полное развитие занимает 28-29 дней.

За развитием гусеницы *Porcelus* наблюдали дважды: в 1869 году у двенадцати и в 1874 году у пяти особей. Ни в одном случае я не получал гусениц, которые оставались зелеными на протяжении всего развития, хотя в книгах указано, что этот цвет у этих личинок встречается время от времени; я также не смог найти ни одного рисунка взрослого зеленого экземпляра, так что пока следует признать, что такие экземпляры, если они вообще встречаются, являются исключительными экземплярами.71 Теоретический смысл этого признания проявится позже.

Результаты развития Chærocampa Elpenor и C. Porcelus; сравнение их с другими известными видами Chærocampa.

Первая стадия *Elpenor* показывает, что самый отдаленный предок рода не обладал какой-либо маркировкой, но был равномерно зеленого цвета. В более поздний период появилась белая продольная полоса, которую я обозначил как “подпорсальную линию”, а в еще более поздний период эта линия исчезла, за исключением нескольких более или менее отчетливых остатков, в то время как в то же самое время на определенных ее участках появились глазные пятна четвертого и пятого сегментов. После совершенствования глазных пятен слабые повторения последних проявились в виде черных пятен на всех сегментах, кроме последнего.

У *Porcelus* гусеница выходит из яйца с поддорсальной линией, при этом первая стадия *Elpenor* отсутствует. Исходя из этого факта, мы можем рискнуть заключить, что *Porcelus* является более молодым видом, или, что то же самое, что он продвинулся дальше в развитии. Вся последующая история *Porcelus* согласуется с этой точкой зрения, ее ход развития по существу является лишь повторением феномена, показанного *Эльпенором*, и отличается только в одном пункте, а именно: что все новые признаки появляются на одну стадию раньше, чем у последнего вида. Так обстоит дело с превращением зеленого в коричневый основной цвет; с повторением

глазных пятен на оставшихся сегментах в виде залитых черным пятен; и с появлением светлых “спинных пятен”. Появляются только сами глазные пятна, а похожее на морду сужение передних сегментов происходит на той же стадии, что и у*Эльпенора*, *т.е.* второго.

Только на основании этих данных мы можем рискнуть сделать вывод о наличии четырех основных стадий в филетическом развитии рода. Первая стадия была просто зеленой, без каких-либо отметин; на второй была видна подпороговая линия; на третьей - глазные пятна на третьем и четвертом сегментах; и на четвертой стадии было видно повторение глазных пятен, хотя и рудиментарных, на всех остальных сегментах, за исключением двенадцатого.

Теперь, если мы сравним других известных видов*Chærocampa* larvæ с выше, мы придем к интересному выводу, что все эти виды могут быть подразделены на три группы, которые соответствуют трем последним филетических этапах, а просто вывести из онтогенез *C. Elpenor* и *Porcellus*.

Из рода *Chærocampa*,72 описано более пятидесяти видов,73 из которых личинки только пятнадцати известны в той форме, которой они обладают на последней стадии онтогенеза.

Группа 1.—Я могу предоставить очень мало информации относительно этой группы. Первым видом, с которым я познакомился, была *Chærocampa Syriaca*,74 из которых я видел двух раздутых гусениц в коллекции Штаудингера и которые я изобразил на Стр. IV., рис. 29. Личинка зеленая, с короткими косыми полосами над лапками, обычными для столь многих видов *Chærocampa*, единственной отметиной, помимо них, является простая белая подпороговая линия без каких-либо следов глазных пятен. Следовательно, этот вид в точности соответствует второй стадии онтогенеза*C. Elpenor* и *Porcelus*. Описание вида, как в личиночном, так и в совершенном состоянии, к сожалению, настолько несовершенно, что мы не можем с уверенностью определить возраст двух гусениц по их размеру. Если бы мотылек был того же размера, что и *Эльпенор*, то фигурная гусеница длиной 5,3 сантиметра находилась бы не на последней, а на предпоследней стадии, и остается сомнительным, может ли у нее не появиться глазных пятен на последней стадии.

Однако о существовании видов, которые на своей последней стадии соответствуют второй стадии*Эльпенора*, свидетельствуют две формы, принадлежащие к роду Уокера *Darapsa*, который был основан на персонажах только воображаемых. Десять видов этого рода приведены в каталоге Грея, взрослая личинка двух из них известна благодаря превосходным работам Эббота и Смита.75 Эти две гусеницы обладают характерной сужающейся формой в очень выраженной степени; одна изображена в позе, которую так часто принимает наш вид *Chærocampa* при приближении опасности, причем три передних сегмента втянуты в четвертый. (Рис. 34, страница IV, скопирован с этой Таблички). Нет глаз-пятна в*д. Майрон* или *Д. Chœrilus*,76 а только широкая белая subdorsal линии; подо что, и в определенной степени исходя из этого, существуют косые белые полосы, точно, похожие на те, которые отвечают subdorsal линии на третьем этапе *C. Porcellus*.77

Группа 2.—В эту группу входят многочисленные виды, которые, подобно нашим местным *C. Elpenor* и *Porcelus*, имеют глазные пятна на четвертом и пятом сегментах, в то время как на остальных сегментах эти отметины отсутствуют или, самое большее, присутствуют только в виде следов. К этому разделу принадлежат, помимо двух упомянутых видов, еще пять других, а

именно. в Европе -*C. Celerio* и *Alecto* (точно не известны?);78 в Индии - *C. Nessus*, Друри, и *Lucasii*, Буадуваль;79 и неназванный вид из Порт-Натала.

У видов, принадлежащих к этой группе, субдорсальная линия может быть более или менее сохранена. Таким образом,*C. Celerio*, согласно рисунку Хюбнера, имеет широкую желтую линию, проходящую от рога до шестого сегмента, в то время как на трех передних сегментах она полностью отсутствует. У неназванного вида из Порт-Натала80 подпороговая линия простирается до переднего края пятого сегмента, и только на четвертом сегменте имеется идеальное глазное пятно, в то время как на последующих сегментах следы таких отметин можно распознать в виде темных пятен, похожих на те, что у *Elpenor* и *Porcelus*. Переход к третьей группе осуществляется через другой неназванный вид из Мозамбика,81, у которого на четвертом и пятом сегментах развились довольно большие глазные пятна, за которыми следует подпорзальная линия, которая отчетливо проявляется только в определенных местах. На этой изломанной подглазничной линии, не полностью отделенной от нее, есть маленькие округлые глазные пятна, расположенные у переднего края каждого сегмента; следовательно, они являются несколько более совершенным повторением передних глазных пятен.82

Группа 3.—У видов этой группы глазные пятна повторяются на всех сегментах. Я знаком с семью такими *личинками*Chærocampa*, из которых*C. Bisecta, Horsfield,83 показывает некоторое сходство с вышеупомянутой группой, поскольку глазные пятна на сегментах 6-11 еще не достигли, по-видимому, полного совершенства. В *C. Odenlandiae*, Fabr.,84 и в *C. У Алекто* из Индии,85 глазные пятна кажутся совершенно одинаковыми на всех сегментах; в то время как у *C. Acteus*, Cram.,86 и у североамериканского *C. Tersa*87 (стр. IV., рис. 35) на других сегментах они меньше, чем на четвертом; а у *C. Celerio*, Linn., из Индии,88 размер пятен уменьшается от головы к хвосту.

В этой группе также в очень разной степени сохраняется линия спины. У некоторых видов она, по-видимому, полностью исчезла (*C. Acteus*, *Celerio*); у других она присутствует в виде светлой полосы, проходящей вдоль всех сегментов (*C. Alecto*); в то время как у других она сохраняется в виде широкой белой полосы, которая простирается только до четвертого сегмента (*C. Tersa*, рис. 35). Таким образом, у видов, обладающих глазными пятнами, субдорсальная линия является очень изменчивым признаком. Однако интересным фактом является то, что даже в нынешней группе, сделавшей наибольший шаг вперед, субдорсальная линия встречается повсеместно, поскольку глазные пятна у всех этих видов могут иметь почти такое же развитие, как у *эльпенора* и *Порселлуса*. Один только онтогенез тропических видов мог бы дать определенный ответ на этот вопрос, но, к сожалению, мы не знакомы ни с одной из молодых форм, так что мы можем лишь предположить, что по крайней мере у некоторых из них только на первой стадии была бы видна простая подпороговая линия без глазных пятен; что на второй стадии первичные пары глазных пятен образовались бы на четвертом и пятом сегментах, в то время как перенос этих пятен на остальные сегменты произошел бы на последней стадии.

Вышеупомянутое предположение непосредственно основано на онтогенезе *эльпенора* и *Porcelus*; оно подтверждается значительным размером глазных пятен у многих видов третьей группы и получило бы дополнительное подтверждение наблюдениями за индийским*C. Celerio*, если предположить, что утверждения Хорсфилда не являются результатом смешения видов. Этот опытный наблюдатель, который первым систематически вывел большое количество тропических личинок, привел рисунок индийской гусеницы*C. Celerio*, согласно которому этот

вид обладает глазными пятнами на всех сегментах с четвертого по десятый. Европейская форма этого же вида имеет глазные пятна только на четвертом и пятом сегментах, факт, который, по-видимому, не был известен Хорсфилду, поскольку в его заметке об индийском виде он об этом не упоминается. Если изображенная гусеница действительно является гусеницей*Celerio*, что я ни в коем случае не считаю невероятным, то таким образом не только показано, что у видов третьей группы глазки на задних сегментах имеют вторичное происхождение в результате повторения первичных глазков на передних сегментах, но мы можем также установить, что один и тот же вид в двух разных регионах может достигать двух разных филетических стадий.

Если, наконец, мы суммируем факты, полученные в результате онтогенеза двух немецких видов и взрослых форм другого вида, мы можем составить на их основе достаточно полную картину хода развития рода*Chærocampa*. Из четырех филетических стадий, обозначенных в онтогенезе*Эльпенора* и *Порселлуса*, три все еще являются конечной точкой развития существующих видов. Большие различия между гусеницами этого рода могут быть очень просто объяснены с точки зрения того, что они стоят на разных уровнях филетического развития; некоторые виды остались далеко позади (группа 1), другие продвинулись дальше (группа 2), а третьи достигли высшей точки развития (группа 3). Тот факт, что виды третьей группы относятся только к тропическим, хорошо согласуется с этой точкой зрения, поскольку многие факты доказывают, что филетическое развитие в тропиках протекает быстрее, чем в умеренном климате.

Можно вкратце сказать, что характерные отметины у личинок *Chærocampa* возникают в результате локальной трансформации двух участков подпороговой линии в глазные пятна и последующего переноса этих двух первичных глазков в другие сегменты. Глазные пятна всегда возникают на четвертом и пятом сегментах, и от них перенос в основном происходит назад, хотя в некоторых случаях он одновременно происходит и вперед. В этом, *то есть* в происхождении глазных пятен, заключается большое различие между родом *Chærocampa* и родом *Deilephila*, с которым он ранее ассоциировался, и в котором происхождение очень похожего вида маркировки можно проследить совсем из другого источника.

Род Deilephila, Оксенхаймер.

Я знаком с гусеницами девяти европейских и одного североамериканского видов, которые различаются по маркировке до такой удивительной степени, что на первый взгляд кажется, что они дают мало надежды на то, что удастся проследить их до общей формы. Эти десять видов можно разделить, в соответствии с их маркировкой, на пять групп, которые я кратко опишу, прежде чем перейти к их онтогенезу.

Первая группа состоит из трех видов и включает самый распространенный из всех европейских видов, *Deilephila Euphorbiae*, а также *D. Dahlii* с Сардинии и Корсики и *D. Nicæa*, вид с очень ограниченным ареалом, который, по-видимому, встречается только в одном небольшом районе на французском побережье Средиземного моря. Этитри вида сходятся в маркировке в той степени, в какой у взрослых особей у них есть два ряда кольцевых пятен с каждой стороны, в то время как подплечная линия полностью отсутствует.

Вторая группа, также состоящая из трех видов, демонстрирует большое сходство с*молочаями*, но имеет только один ряд кольцевых пятен. Он содержит *D. Vespertilio*, *D. Galii* и алжирский *D. Mauritanica*.

Что касается третьей группы, я знаю только одного представителя, *D. Livornica*, особенно, который обладает единственным рядом кольцевых пятен, соединенных поддорсальной линией.

Другая группа состоит из *D. Zygophylli*, который встречается на берегах Каспийского моря, и североамериканского *D. Lineata*; эти виды обладают сильно выраженной линией спины, связанной с более или менее отчетливыми кольцевыми пятнами, которые я буду обозначать как “открытые кольца”,потому что их черная кайма не пересекает линию спины, а имеет форму арки над и под ней.

В последней группе, представленной *D. Hippophaës*, которая встречается у подножия Альп (Уоллис) и южнее, вплоть до Андалусии, имеется только широкая подпороговая линия, обычно без каких-либо следов ряда пятен.

Важные различия в маркировке, проявляемые этими пятью группами, никоим образом не случайны, но они представляют разные стадии филетического развития; или, другими словами, пять групп имеют разный возраст, первая (*Молочаи*и т. Д.) является самой молодой, а последняя (*гиппофаэс*) - самой старой в роде.

В соответствии с их филетическим возрастом группы следуют друг за другом в обратном порядке: первая - это *Гиппофаэс*, вторая - *Зигофилли*, третья - *Ливорница*, четвертая - *Галии* и пятая и самая молодая - *Молочайная*. Только в этом последнем случае я знаком с*полным* развитием одного вида, по этой причине я начинаю с этой группы, переходя таким образом от самых молодых форм к древнейшим, вместо того чтобы идти более естественным путем от простейших и древнейших к самым молодым и сложным.

Deilephila Euphorbiae, Линн.

Несколько пойманных самок были сразу же помещены в вольер размером примерно с небольшую гостиную. Было очевидно, что они чувствовали себя не совсем дома в этих условиях, часто ударяясь головой и крыльями о тарлатан, но некоторые из них, тем не менее, откладывали яйца у основания листьев*молочая кипарисового*. Яйца очень похожи на яйца *Chærocampa Elpenor*, они имеют сферическую форму, но несколько меньшего размера и несколько более темно-зеленого цвета. Они откладывались небольшими группами, иногда по семь штук, причем отдельные яйца располагались близко друг к другу, но никогда не соприкасались и редко на кончике листа, но обычно на конце веточки, где молодые побеги находятся в непосредственной близости. Во время эмбрионального развития яйца приобретают окраску, сначала желтую и частично черноватую, и, наконец, полностью черную.

Первый этап.

Молодые гусеницы (рис. 37, фото. V.) сразу после вылупления достигают четырех миллиметров в длину; сначала они довольно светлые, но в течение получаса невооруженным глазом видно, что они приобретают глубокий бархатисто-черный цвет; позже, увеличиваясь в размерах, они снова становятся бледнее, приобретая зеленовато-черный, а затем черновато-зеленый цвет. При дальнейшем увеличении в размерах (рис. 38) они становятся черновато-зелеными, с черными рогами, головой, ногами и хитиновой пластинкой в форме полумесяца на задней части переднегруди. На последнем сегменте также имеются двойная и две одиночные черные хитиновые пластинки. От более поздних отметин гусеницы почти ничего не осталось. Дыхальца

выглядят как белые пятна, и на каждом сегменте имеется несколько (в основном десять) маленьких бородавок, каждая из которых выпускает по одной щетинке.

Когда молодые личинки достигают длины семь миллиметров, они становятся оливково-зелеными и не так ярко контрастируют с зеленью листьев *молочая*, как раньше; на них пока нет никаких отметин.

Второй этап.

Первый шелушение возникает через пять дней, и при этом совершенно внезапно возникает очень сложная картина. Основной цвет теперь светло-желтовато-зеленый (рис. 39), и на каждом из двенадцати сегментов, у передней границы, есть чисто белое круглое пятно посередине большого черного поперечного пятна. Я обозначу их, в соответствии с номенклатурой, используемой для *Chærocampa*, как белые “зеркала” на черных “основных участках”, оба вместе составляющие “кольцевые пятна”, в отличие от собственно "глазных пятен", в которых также добавлено ”ядро", зрачок глаза. У многих, но не у всех экземпляров, можно увидеть очень отчетливые следы субдорсальной линии в виде светлой беловатой полосы, соединяющей белые пятна. Рог, грудная клетка и передние конечности, а также некоторые пятна на голове черные.

Гусеницы остаются неизменными до истечения четырех дней, когда, достигнув длины 17 миллиметров, происходит вторая линька, принося с собой изменения, столь же значительные, как и при первой.

Третий этап.

Теперь гусеница приобретает позеленевший вид, которым она обладает во взрослом состоянии. Маленькие белые бородавки расположены рядами от спинной до дыхальческой линии и снова под этой линией на брюшных ножках. Эти точки важны не только как признак для дифференциации родов *Deilephila* и *Chærocampa*, но они также играют роль в своеобразной точечной разметке, которая будет показана позже. Основной цвет гусеницы теперь светло-зеленый (рис. 40), на некоторых участках замененный черным. От черной “основной области” кольцевых пятен два черных треугольника тянутся к задним границам сегментов, но обычно не достигают их.

Кольцевые пятна существенно не изменены, хотя можно заметить, что у большинства экземпляров шагреневые точки под каждым кольцевым пятном несколько крупнее и расположены ближе друг к другу, чем в других местах. На следующей стадии они сливаются во второе белое “зеркало”, так что два кольцевых пятна располагаются одно над другим, а их черные участки соприкасаются. Образование второго кольцевого пятна иногда происходит на современном этапе (рис. 42).

Подплечная линия теперь полностью исчезла, в то время как дыхательная линия89 появляется в виде широкой полосы над ногами. Рог желтый с черной точкой, а черные пятна на голове увеличились в размерах.

Четвертый этап.

Третья линька, которая снова наступает через четыре дня, не сопровождается такими важными изменениями. Зеленый основной цвет теперь полностью исчез и заменен тускло-черным. Гусеницы сейчас, как и на предыдущей стадии, чрезвычайно изменчивы. Так, например, на заднем крае сегментов может сохраняться треугольное пятно зеленого основного цвета (рис. 41), а у тех особей, которые обладают этим признаком, отметины обычно замедлены в развитии, о чем свидетельствует отсутствие второго “зеркала” кольцевых пятен.

На рис. 41 шагреневые точки, из которых впоследствии формируется это второе “зеркало”, заметно крупнее остальных, и на одиннадцатом сегменте две из них уже срослись.

Пятая стадия.

Еще через четыре дня происходит четвертая линька. Окраска остается той же, но цвета становятся более яркими; кирпично-красный цвет головы, рогов, линии спины и ног переходит в огненно-красный. Дыхальцевая линия, ранее зеленая, чередующаяся с желтой, обычно превращается в ряд красновато-желтых пятен. Через десять дней гусеница (8,5 сантиметров в длину) перестает питаться и готовится к окукливанию.

На этой последней стадии также наблюдается большая изменчивость окраски, но, хотя каждый конкретный признак подвержен колебаниям, особи одного и того же выводка демонстрируют лишь незначительные различия между собой.90 Таким образом, линия спины иногда черная, а иногда красная, или, опять же, этот цвет прерывается черным, так что только маленькие красные пятна отмечают ее направление. Голова может быть полностью красной или этот цвет смешан с черным. На нижней стороне гусеницы обычно преобладает красный цвет, но у некоторых экземпляров он заменен черным. Основной цвет также различен, обычно он блестящий коричневато-черный, но иногда тусклый угольно-черный. Шагреневые точки иногда белые, иногда желтые, а “зеркала” кольцевых пятен также часто желтоватые.

Однако наиболее интересной вариацией мне кажется следующая: —У многих образцов из Кайзерштуля (Брайсгау) красный цвет был необычайно ярким и не ограничивался обычными местами, но занимал также треугольники на задних краях сегментов (рис. 44), которые становятся зелеными на третьей и четвертой стадиях (рис. 42). Этот сорт также был описан Хюбнером. У одной особи (рис. 43) нижние кольцевые пятна отсутствовали, в то время как верхние обладали красивым красным ядром, исчезающим спереди и демонстрирующим первый шаг в формировании полноценного глазного пятна.

Я не могу с уверенностью утверждать, что за последние десять дней произошла пятая линька, хотя я очень сомневаюсь, что это так. Несомненно, однако, что за некоторое время до окукливания и пока личинка все еще питается, яркие цвета тускнеют и заменяются главным образом черным.

Очевидно, что онтогенез этого вида представляет собой лишь очень неполное представление о его филетическом развитии. Это сразу бросается в глаза по большому разрыву между первой и второй стадиями. Невозможно, чтобы ряд кольцевых пятен возник внезапно; по всей вероятности, они развились из подпороговой линии, которая у*молочаев* теперь обозначена только на второй стадии слабой линией. Эта гипотеза становится достоверной, когда мы призываем на помощь оставшиеся виды *дейлефилы*.

Дейлефила Никейская, Де Прюннер.

Я знаю этот вид только по взорванным личинкам в коллекции Штаудингера и фигурке Дюпончеля, копией которой является рис. 51, стр. VI. Взрослое насекомое обладает двумя идеально разделенными рядами кольцевых пятен. Дюпончель также указывает на две более молодые стадии, из которых самой молодой, вероятно, является третья стадия. Личинка 18 миллиметров в длину, цвета зеленых листьев, на ней нет следов подпороговой линии, но есть два ряда кольцевых пятен, которые отличаются от пятен на последующих стадиях только зеленым цветом “зеркала”.

Deilephila Dahlii, Treitschke.

Я знаком с многочисленными образцами на разных стадиях, собранными на Сардинии доктором Штаудингером и сохраненными методом инфляции.

Первая стадия черноватая, без каких-либо отметин, что соответствует соответствующей стадии *молочая*. Вторая ступень, к сожалению, не представлена в коллекции Штаудингера.

На третьей стадии виден ряд кольцевых пятен, которые, однако, соединены очень отчетливой и резко очерченной линией спины. На четвертой стадии добавляется второй ряд (под) кольцевых пятен, в то время как поддорсальная линия обычно в то же время исчезает.

Гусеница остается неизменной на пятой стадии, когда она обнаруживает большое сходство в маркировке с *молочаем*; не кажется, что она существенно отличается от этого вида и по окраске, насколько можно судить по сохранившимся образцам и отдельным рисункам (у Дюпончеля и Хюбнера). Более того, я видел несколько личинок на последней стадии, и на нижней стороне спины можно было отчетливо различить широкую светлую полосу.

Из четырех групп вторая (*Galii*), как мне кажется, имеет очень малое значение, как я сейчас покажу на примере развития *D. Vespertilio*.

Deilephila Vespertilio, Fabricius.

К сожалению, до сих пор мне не удавалось получить оплодотворенные яйца этого вида, так что я ничего не могу сказать о первой стадии. Последнее представляло бы интерес не только из-за маркировки, но и из-за наличия остаточного хвостового рога.

Я также знаком только с окончанием второй стадии, обнаружив в конце июня 1873 года единственную гусеницу на*Epilobium Rosmarinifolium*незадолго до ее второго ороговения. Однако в случае таких молодых гусениц новые признаки, которые появляются на последующей стадии, обычно видны через прозрачную хитиновую оболочку в конце предыдущей стадии, так что маркировка насекомого, таким образом, изменяется. Найденная гусеница была длиной около 16 миллиметров, красивой гладкой и блестящей травянисто-зеленой (рис. 13). Широкая белая поддорсальная линия тянулась от первого до предпоследнего сегмента, на котором полностью отсутствовал рог. При внимательном осмотре первые следы кольцевых пятен можно было обнаружить у переднего края каждого сегмента в виде слабых, круглых, желтых, нечетко очерченных пятен, расположенных на самой поддорсальной линии (рис. 13). Только на первом сегменте нет пятна, и здесь впоследствии не образуется никакого кольца-пятна. Помимо этих отметин, виднелась только желтовато-белая дыхальчатая линия.

Этот единственный экземпляр, к сожалению, зарылся в землю до того, как произошла линька, к которой он готовился; но этот шелушение связано с очень важной трансформацией. Это утверждение основано на выдувном экземпляре из коллекции Штаудингера; его длина составляет всего 18 миллиметров, но он уже имеет более позднюю серую окраску вместо красивой зеленой. На этой, третьей стадии широкая белая подгрудная линия несет на каждом сегменте красное пятно, заключенное между черными полумесяцами сверху и снизу (рис. 49 А). На четвертой стадии, во время которой я видел много живых гусениц, подпороговая линия все еще отчетливо присутствует у некоторых особей (рис. 14), но пятна (“зеркала”) теперь полностью окружены узким черным кольцом (“наземная зона”), которое резко отделяет их от подпороговой линии (рис. 49 Б). На пятой стадии это кольцо превращается в черную “площадку” несколько неправильной формы, в то время как подпороговая линия полностью исчезает (рис. 51 и 49 С). Зеркала белые, но обычно имеют красноватое ядро, которое, очевидно, соответствует первичным желтым пятнам, из которых происходит все развитие кольцевых пятен. Этот признак, однако, иногда отсутствует; и многие другие вариации также наблюдаются на более ранних стадиях, все из которых могут быть легко объяснены как случаи остановки или заторможенного развития. Таким образом, субдорсальная линия часто исчезает раньше и присутствует только на четвертой стадии в виде слабой светлой полоски.

Deilephila Galii, Fabricius.

Отметины этого вида, по-видимому, развиты точно так же, как у *D. Vespertilio*. Взрослая личинка, как и у последнего вида, не имеет следов подпороговой линии. Ряд крупных черных пятен, каждое из которых имеет неправильной формы круглое желтовато-белое ядро, расположен на оливково-зеленом, черновато-коричневом, буром или грязно-желтом фоне. К сожалению, и в этом случае я не смог получить оплодотворенные яйцеклетки. Однако есть одна фигурка гусеницы длиной 2,5 сантиметра работы Хюбнера, светло-зеленого цвета, с пятью продольными линиями: одной спинной, двумя поддорсальными и дыхальцевой. Подгрудная сторона белая и имеет на месте кольцевых пятен маленькие красные точки, в то время как сама линия окаймлена черным там, где расположены красные пятна. Хюбнер, вероятно, описал третью стадию, так что мы можем рискнуть заключить, что на второй стадии имеется подгрудная линия, либо совершенно свободная от пятен, либо имеющая лишь такие слабые зачатки, которые можно увидеть на второй стадии*Vespertilio*.

Я нашел два экземпляра на четвертой стадии в Верхнем Энгадине. Один из них (рис. 45) уже был темного, черновато-зеленого основного цвета91 с широкой, зеленовато-белой подпороговой линией, резко очерченной по всей длине и содержащей кольцевые пятна серно-желтого цвета с оранжево-красным ядром; черная ”опорная зона" не переходила подпороговую линию, а ограничивалась двумя слабыми полумесяцами, расположенными над и под “зеркалом". Только два передних “зеркала” (на втором и третьем сегментах) были без зародышей.

Остальные особенности окраски показаны на рисунке. Я могу здесь только указать на позеленение, присутствующее по бокам и на части нижней поверхности.

Изображенный образец имел длину 3,3 сантиметра; второй экземпляр имел длину 2,8 сантиметра и был по существу таким же, но показал, что на этой стадии развития должна преобладать значительная изменчивость. Она была черной, как смоль, с очень нечеткой линией спины и несколькими кольцевыми пятнами, “зеркала” которых также были серно-

желтыми с оранжево-красным ядром. Шагреневая окраска была такой же сильной, как и у первого экземпляра, только точки были желтыми, а не белыми. Из-за его важного теоретического значения следует особо отметить, что у этой личинки кольцевые пятна отсутствовали на трех передних сегментах, и только на четвертом можно было различить слабый признак одного из них. У изображенной гусеницы кольцевые пятна также становятся отчетливее от хвоста к голове.

Пятая стадия.

Только что упомянутые два экземпляра после линьки приобрели хорошо известные отметины взрослой гусеницы, уже кратко описанные выше. Пятый - это последний этап.

Известно, что личинка встречается в нескольких вариациях, Резель представил ее в трех формах: светло-зеленой, оливково-зеленой и грязно-желтой. С тех пор считалось, что не стоит утруждать себя рассмотрением вопроса о окраске гусениц. Так, Уайльд,92 в своей хорошо известной работе, не обращает внимания на наблюдение Резеля, а просто описывает гусеницу *Galii* как “черновато-оливково-зеленую”.

Имея возможность одновременно наблюдать двадцать пять взрослых особей этого несколько редкого вида, я могу заявить, что в данном случае речь идет не о ди- или полиморфизме, а о случае, демонстрирующем большую степень изменчивости, с которой нам приходится иметь дело. Не существует нескольких четко очерченных типов окраски; но крайние связаны многочисленными промежуточными формами. Однако крайние формы, безусловно, преобладают.

Я никогда не встречался со светло-зеленой формой Резеля; не было и темно-зеленого экземпляра среди двадцати пяти упомянутых, и я знаю эту разновидность только по единичным особям, найденным в более ранний период. Среди двадцати пяти гусениц встречались все оттенки окраски, от черной как смоль до светло-глинисто-желтой и даже почти беловато-желтой; некоторые были коричневато-черными, другие красивого каштаново-коричневого цвета, а третьи желтовато-коричневыми, темно-глинисто-желтыми или коричневато-красными. Из двадцати одного экземпляра, у которого были отмечены основные цвета, девять были черными, девять глинисто-желтыми и три коричневыми; каждая из трех групп снова демонстрировала различные незначительные изменения окраски. Другие цвета также несколько различались. Таким образом, “зеркала” иногда были белыми, иногда ярко-желтыми, а иногда они также содержали красноватое ядро.

Вариации позеленения были особенно интересны, поскольку они, по-видимому, имели поразительную связь с общей окраской гусеницы. Черные экземпляры редко демонстрируют такую редкую шагреневую окраску, как нафото V, рис. 46, но обычно густо усеяны крупными шагреневыми точками вплоть до линии спины (рис. 47, фото VI.), тогда они поразительно напоминают взрослую личинку *D. Euphorbiae*. Светло-охристо-желтые особи, с другой стороны, иногда совершенно не имели шагреневой окраски (рис. 48, фото VI.), были гладкими и очень напоминали светло-охристо-желтую или желтовато-красную гусеницу *D. Nicæa* (рис. 51, фото VI.). Я никогда не видел гусеницу *Galii*, у которой на последней стадии были следы подпорзальной линии, и я никогда не встречал гусеницу, у которой был второй ряд “зеркальных” чешуек. пятна; так что регресса или внезапного прогресса в развитии, по-видимому, не происходит.

Из североафриканскогов*ида D. Mauritanica*, который также принадлежит к группе *Galii*, мне не удалось получить образцы или фигурки более молодых стадий. Взрослая гусеница очень похожа на *молочайную*, но отличается отсутствием второго ряда кольцевых пятен. По этой причине его следует рассматривать как отсталую форму на более ранней стадии филетического развития.

Теперь я перейду к *Ливорничной* группе.

Deilephila Livornica, эспер.

Этот, единственный рассматриваемый здесь европейский вид, обладает почти теми же отметинами, что и*Galii* на четвертой стадии, *m.e.*подпороговой линией с интерполированными кольцевыми пятнами. Этот вид, как известно, редок, и мне не удалось раздобыть живых экземпляров, но я исследовал несколько взорванных личинок, все из которых сходятся в том, что кольцевые пятна резко отличаются от беловатой подпороговой линии, так что последняя, таким образом, прерывается. Рисунки взрослой личинкиприведены в работах Хюбнера, Буадюваля и Дюпончеля. У большинства экземпляров землянаяокраска коричневая, хотя Boisduval93 также показывает светло-зеленый образец; из чего можно сделать вывод, по аналогии с *Galii* и *Vespertilio*, что первые стадии зеленые. В коллекции доктора Штаудингера есть молодая личинка, вероятно, находящаяся на четвертой стадии, основной цвет которой светло-пепельно-серый. Спинная и поддорсальная линии белые, причем на последней в местах, где впоследствии появляются кольцевые пятна, видны маленькие белые “зеркала” с красными ядрами, точно соответствующие стадии*Vespertilio*, представленной на рис. 49 A, рис. VI. “Зеркала” - это не что иное, как расширения поддорсальной линии, которая, следовательно, ими не прерывается. Черная “опорная зона” не окружает ”зеркала" полностью, а граничит с ними только сверху и снизу, и гораздо сильнее развита сверху, простираясь в этом направлении до линии спины.

Четвертая группа включает два вида *D. Lineata*, Fabr., и *D. Zygophylli*, Ochs., причем первый является североамериканским представителем нашей *D. Livornica*, но отличается тем, что этот последний вид постоянно остается на четвертой стадии. Я знаком с *D. Lineata* только по рисунку взрослой личинки, данному Эбботом и Смитом, который, судя по расположению и форме пятен, я вынужден считать не совсем правильным, несмотря на превосходство других иллюстраций. Основной цвет гусеницы зеленый; подгрудная часть желтая, окаймленная черными, слегка изогнутыми дугообразными линиями, которые нигде не прерывают ее непрерывности. Таким образом, этот североамериканский вид, по - видимому, является более древней формой, чем наша *ливорница*.

Deilephila Zygophylli, Ochsenheimer.

Этот вид, который является ближайшей родственной формой к *D. Lineata*, обитает на Юге России. Я видел четыре экземпляра гусеницы в коллекции доктора Штаудингера, три из которых, безусловно, находятся на последней стадии онтогенеза. Основной цвет кажется пепельно-серым, пепельно-коричневым или черноватым с беловатыми грануляциями. Широкая белая подкорковая линия простирается до основания черного хвостового рога, и на первый взгляд у одного экземпляра эта линия не имеет и следа пятнистых зачатков (рис. 50). Однако при ближайшем рассмотрении в том же месте, где находятся кольцевые пятна у других видов*Deilephila*, можно было заметить маленькие черные полумесяцы выше и ниже подпороговой линии. У других особей белая подпороговая линия также расширилась в этих

положениях в отчетливые пятна; действительно, у одной особи на подпороговой линии выделялись светло-белые зеркальные пятна, окаймленные сверху и снизу черными полумесяцами (рис. 50 A).

Таким образом, именно по этому отличительному признаку гусеница чрезвычайно изменчива, и мы можем предположить, что либо этот вид находится сейчас в состоянии перехода к более высокой стадии филетического развития, либо же что кольцевые пятна раньше были развиты сильнее, а теперь вырождаются. Только история развития личинки может решить, какая из этих двух точек зрения верна. Раздобыть материалы для этой цели не составило бы труда, если бы кто-нибудь из многочисленных и усердных русских натуралистов взялся за этот предмет.

Дейлефила Гиппофаэсская, эспер.

Это единственный известный мне представитель пятой и старейшей группы. Моль напоминает *D. Euphorbiae* до такой степени, что ее иногда путают с ней, и это обстоятельство тем более примечательно, что гусеницы настолько совершенно разные.

Взрослая личинка этого местного мотылька была известна по более или менее точным цифрам в работах Хюбнера, Буадуваля и Дюпончеля. Уайльд также дает его описание, хотя и из иностранного источника. Я не буду здесь задерживаться на критике различных описаний и цифр; они частично верны, частично неточны, а иногда и вовсе ошибочны; они не помогли в вопросе, который здесь в первую очередь интересует нас, и пришлось предпринять новые наблюдения.

Мне удалось сравнить в общей сложности около сорока гусениц, тридцать пять из которых были живыми. Все эти экземпляры обладали почти одинаковым серовато-зеленым основным цветом, и большинство из них имели точно такую же простую маркировку, как представлена, например, на рисунке Хюбнера, *m.e.*, довольно широкую зеленовато-белую подкорковую линию, несколько выцветшую по краям и без следа пятен ни на одном из сегментов, за исключением одиннадцатого, на котором было желтоватое зеркальное пятно с черной каймой, с широким, рассеянным, ярким оранжево-красным ядром. Встречаются также экземпляры, и отнюдь не редкость, на которых не видно никаких других отметин, кроме упомянутых; из двадцати восьми примеров, сравниваемых с этой точки зрения, было девять.

У многих других особей этого вида маленькие красные пятна появляются на подплечной линии, точно в тех местах, где расположены кольцевые пятна у других видов рода (рис. 60), так что эти пятна, таким образом, являются повторением единственного кольцевого пятна - факт, который должен представлять наибольший интерес в связи с развитием отметин во всем роде. Но это еще не все, поскольку и у других экземпляров эти красные пятна располагаются на большом желтом “зеркале”, а у одной особи (рис. 59) они превратились в хорошо сформированные кольцевые пятна за счет добавления черной каймы. Таким образом, мы представили себе на одной и той же стадии развития вида полное развитие кольцевых пятен у подпорсальной линии.

Эти факты представляют еще больший интерес, поскольку показывают, как создаются новые элементы маркировки. Пятна на субдорсальной линии уменьшаются от заднего к переднему сегментам, так что их, несомненно, следует рассматривать как повторение или перенос кольцевого пятна, ранее развившегося на одиннадцатом сегменте. Теперь я приступлю к представлению доказательств в поддержку этого утверждения.

Я никогда не встречал особей с кольцевыми пятнами на всех сегментах - в наиболее заметных экземплярах эти пятна присутствовали на сегментах 10-5. Так было с тремя из двадцати восьми тщательно исследованных гусениц. Однако на всех этих сегментах кольцевые пятна были развиты неодинаково, но увеличивались в совершенстве от заднего к переднему сегментам. У личинки представлены врис. 59 например, есть вполне развитых кольцо-место на участке 10, которые, обладая но слабый черный “грунт-зона”, до сих пор отчетливо граничит; на участке 9 эта граница является менее резким, и не так темно, и она еще менее резким и гораздо легче на сегменты 8 и 7, хотя она окончательно исчезла из сегмента 6, желтый “зеркало”, имея в то же время потеряли в размере. На сегменте 5 при ближайшем рассмотрении можно распознать только два небольших смежных красноватых пятна, первые зачатки ядра,94.

Экземпляры, у которых пятна простираются от одиннадцатого до седьмого сегмента, встречаются более часто, из двадцати восьми было найдено пять. У них пятна спереди уменьшаются в размере, совершенстве и интенсивности окраски. Еще чаще (у одиннадцати экземпляров) кольцевые пятна или их зачатки ограничены десятым и девятым сегментами, причем пятно на последнем, без исключения, менее развито, чем на первом сегменте.

Таким образом, несомненно, происходит прогрессирующее спереди образование кольцевых пятен, причем пятна обычно очень внезапно полностью уменьшаются по направлению к передним сегментам; и экземпляры, подобные представленному на рис. 60, стр. VII., у которых следы кольцевых пятен видны на всех сегментах с десятого по пятый, встречаются редко.

Из каких элементов маркировки образуются эти *вторичные* кольцевые пятна, возникающие в результате переноса? Они не возникают, как в случае с *первичными* глазными пятнами *Chærocampinae*, при отделении одного участка подпороговой линии и последующем превращении этого отделенного пятна в “зеркало”; но они возникают в результате образования ядра, при котором сначала одна, а затем две шагреневые точки на подпороговой линии приобретают желтоватый или красноватый цвет (рис. 61,стр. VII., сегменты 6 и 7). Затем земля, на которой расположены эти два пятна, становится желтой (рис. 61,Стр. VII., сегмент 8), и после этого образуется более или менее отчетливая черная кайма, имеющая форму двух маленьких полумесяцев. В более поздний период эти два полумесяца, а также два первичных ядра сливаются, образуя кольцевое пятно, которое, как показано на рис. 61, стр. VII, сегмент 9, может быть отчетливо разделено на две части.

Конечно, нельзя отрицать, что эти факты также могут быть теоретически истолкованы в обратном смысле. Мы могли бы интерпретировать феномен в этом случае, как и в случае с*D. Zygophylli*, как постепенное исчезновение ранее присутствовавших кольцевых пятен от передних сегментов к задним, - точка зрения, которая может быть опровергнута только онтогенезом вида. Мне не посчастливилось раздобыть яйца*D. Hippophaës*, так что более молодые стадии мне неизвестны. Среди моих гусениц, однако, были две на четвертой стадии развития, но у них не было кольцевых пятен на всех сегментах, как следовало ожидать на приведенном выше виде; напротив, ни на одном из сегментов не было видно никаких следов таких пятен, за исключением одиннадцатой, на которой кольцевое пятно было развито менее совершенно, чем на последней стадии.

На этой четвертой стадии личинка *D. Hippophaës* более светло-зеленая (рис. 58), подгрудная желтоватая с четкими границами, а инфраспиракулярная линия чисто белая, как и на следующей стадии. Шагреневая окраска присутствует, но ни одна из шагреневых точек не

является красной или красноватой, и на подкорковой линии не может быть обнаружено никаких следов кольцевого пятна, за исключением пятна на одиннадцатом сегменте. В этом последнем положении эта линия несколько расширена, и на ней можно распознать длинное, расплывчатое розово-красное пятно (рис. 58 A). Черная “опорная зона”, присутствующая на пятой стадии, еще отсутствует, и пятно не так резко отделено спереди от подпороговой линии, как это становится позже.

Исходя из этих наблюдений, мы могли бы рискнуть предположить, что на третьей стадии *Гиппофаэса* подпороговая линия также будет свободна от этого места на одиннадцатом сегменте, и возможно, что на второй стадии эта линия сама по себе отсутствует.

Род Deilephila: краткое изложение фактов и выводов.

Что касается только *взрослых* личинок вида *Deilephila*, то они представляют в своих пяти группах пять стадий филетического развития рода; но если мы также примем во внимание историю развития, то должны быть добавлены еще две стадии, а именно, та, на которой гусеница не имеет особых отметин, как это было обнаружено на первой стадииразвития *D. Euphorbiae* и *D. Dahlii*; и вторая стадия с поддорсальной линией, но с более выраженными признаками. без каких-либо кольцеобразных пятнистых образований. Таким образом, необходимо различать семь стадий филетического развития.

Стадия 1.— В настоящее время не встречается видов с полным отсутствием маркировки во взрослой форме.

Стадия 2.—поддорсальный, сопровождаемый дыхательной линией, простирается от хвостового рога до первого сегмента. Это также больше не является заключительной стадией онтогенеза, но, однако, несомненно сохраняется на второй стадии у нескольких видов (*D. Vespertilio*, *Livornica*, *Lineata* и, возможно, также у *Galii*).

Стадия 3.—подплечная линия имеет кольцевое пятно на предпоследнем сегменте; остальные отметины такие же, как на последней стадии. *D. Hippophaës* принадлежит только к этой стадии, однако небольшое количество экземпляров демонстрирует переход к следующей стадии путем переноса кольцевых пятен с заднего сегмента на передний.

Стадия 4.—Открытые кольцевые пятна появляются на поддорсальной линии на всех сегментах с одиннадцатого по первый. *Сюда относятся D. Zygophylli* и североамериканский *D. Lineata*.

Стадия 5.—Замкнутые кольца-пятна расположены на подпорзальной линии. Из известных видов только *D. Livornica* завершает свое развитие на этой филетической стадии.

Стадия 6.— Единственный ряд кольцевых пятен заменяет подпорзальную линию. *D. Galii*, *Vespertilio* и *Mauritanica* представляют эту стадию в конце своего онтогенеза.95

Этап 7.— Двойной ряд кольцевых точек. Только *D. Dahlii*, *Молочай* и *Nicae* достигают этой высшей стадии *маркировки Deilephila*, два первых вида находятся на четвертой стадии, а *Nicae* - на третьей стадии своего онтогенеза.

Хотя наши знания об истории развития отдельных видов все еще столь фрагментарны, мы можем с уверенностью заключить, что развитие отметин на всем протяжении было единообразным - что оно протекало одинаковым образом у всех видов. Все виды, по-видимому, стремятся к одной и той же цели, и, таким образом, возникает вопрос, не существует ли врожденной силы, стимулирующей их филетическое развитие. Тщательное рассмотрение этой концепции должно быть отложено для последующего раздела. Здесь, поскольку мы заняты, по существу, только установлением фактов, следует отметить, что регресса никогда не наблюдалось. Молодые личиночные формы вида никогда не проявляют признаков более поздней филетической стадии, чем более старые личиночные формы; развитие у всех видов идет одинаковым курсом, только у одних происходит больший прогресс в одном направлении, чем у других.

Таким образом, *Никея* и *Молочай* продвинулись на седьмую филетическую стадию, *зигофиллы* и *Гиппофаэс* только на третью, а некоторые экземпляры *зигофиллов* - на четвертую. Но на какой бы филетической стадии онтогенез вида ни завершился, молодые личиночные стадии всегда демонстрируют более старые филетические стадии. Таким образом, *Galii* на своей последней онтогенетической стадии достигает *шестой* филетической стадии; на своей предпоследней стадии он достигает *пятой* филетической стадии; и на своей третьей стадии представлена *четвертая* филетическая стадия, так что не требуется большого воображения, чтобы предвидеть, что на второй стадии будет изображена *третья* или *вторая* филетическая стадия.

Если мы сведем в таблицу развитие различных видов, обозначив онтогенетические стадии арабскими цифрами, а этапы филогенеза, которых достигают на каждой стадии онтогенеза, римскими цифрами, мы получим полезный обзор серии событий, и в то же время это покажет, сколько пробелов еще предстоит заполнить, чтобы дополнить наши знания даже об этой небольшой группе видов.

Таблица развития вида Deilephila.

Deilephila.	Онтогенез Стадия 1.	Онтогенез Стадия 2.	Онтогенез Стадия 3.	Онтогенез Стадия 4.	Онтогенез Стадия 5.
1. Гиппофаэс	?	?	?	III.	III.-IV.
2. Зигофиллы	?	?	?	?	III.-IV.
3. Линеата	?	?	?	?	IV.
4. Ливорница	?	?	?	IV.	V.
5. Galii	?	?	IV.	V.	VI.
.... Веспертилио	?	II. (?)	IV.	V.	VI.
7. Мавритания	?	?	?	?	VI.
8. Георгины	I.	?	VI.	VII.	VII.
9. Молочай	Я.	V.	VI.	VII.	VII.
10. Никея	?	?	VII.	VII.	.

Из этой весьма неполной таблицы мы видим, что в определенных случаях стадии могут быть представлены в виде непрерывной серии филетических этапов, как в случае с *D. Galii*; что в других определенные этапы могут быть опущены, как в случае с *D. Euphorbiae*, в котором за первой степенью стадии 1 сразу следует вторая степень V. на стадии 2. На самом деле разрыв, вызванный этим упущением, все еще больше, чем может показаться, поскольку степень V. только обозначена, а фактически не достигнута, поскольку подгрудная часть присутствует не в виде резко очерченной линии, а только в виде слабой полоски. Подавление филетических стадий усиливается по мере продвижения в филетическом развитии. Чем более высокой ступени в конечном итоге достигает вид, тем сильнее тенденция к сжатию начальных стадий или их полному отсутствию.

Из того, что к настоящему времени было замечено в отношении развития *D. Hippophaës*, можно сделать, как мне кажется, очень важный вывод, а именно. что кольцевые пятна *Deilephila* сначала возникли на сегменте, несущем хвостовой рог, а затем постепенно были перенесены в качестве вторичных пятен на предыдущие сегменты. Полную определенность этому выводу придало бы знание молодых форм других филетически отсталых видов, особенно американских *D. Lineata*, а возможно, также *Zygophylli* и *Livornica*. Несколько уже зарегистрированных наблюдений за развитием *D. Galii* подтверждают эту точку зрения, поскольку отсутствие кольцевых пятен на трех передних сегментах у молодой гусеницы (один экземпляр) или их менее совершенное формирование на этих сегментах (второй экземпляр) указывает на перенос пятен вперед.

Если принять вышеизложенную точку зрения, то из нее следует фундаментальное различие между развитием родов*Chærocampa* и *Deilephila*. У первого вида образование глазных пятен происходит от субдорсальной линии, но сначала они появляются на двух передних сегментах, а затем переносятся на *задние* сегменты. У *Deilephila*, с другой стороны, на предпоследнем сегменте, несущем хвостовой рог, образуется единственное кольцевое пятно, которое повторяется на*передних* сегментах путем вторичного переноса. Что касается возникновения кольцевого пятна, то также существует различие между этим родом и *Chærocampa*, поскольку первый шаг к формированию глаза у последнего состоит в отделении изогнутой части поддорсальной линии, в то время как у *Deilephila* сначала, по-видимому, возникает ядерное пятно, а отделение зеркального пятна от поддорсальной линии, по-видимому, происходит вторично. Здесь трудно делать дальнейшие выводы, поскольку первое появление первичного кольцевого пятна еще не наблюдалось, и из способа образования *первичных* кольцевых пятен нельзя сделать более определенного вывода относительно истории образования *вторичных* кольцевых пятен. Поскольку у *Гиппофаэса* образование вторичных кольцевых пятен начинается с окрашивания в красный цвет одной или двух шагреневых точек, из этого не следует, что первичное пятно на одиннадцатом сегменте также возникло таким образом; и это не лишено важности, когда мы рассматриваем причины, лежащие в основе образования кольцевых пятен. У *херокампы* также образование первичных глазных пятен, по-видимому, отличается от образования вторичных — у последнего сначала появляется черная “основная область”, а у первого - ”зеркальное пятно". Вторичные глазные пятна, безусловно, остаются рудиментарными у этого последнего рода, так что свидетельства в поддержку этого вывода, таким образом, значительно ослаблены; но следует признать, что здесь мы находимся на почве, все еще слишком неопределенной, чтобы допустить более широкие выводы, основанные на этом.

В качестве окончательного результата исследования мы можем выдвинуть мнение, что существующие виды рода *Deilephila* достигли пяти различных филетических стадий и что их совершенно разный внешний вид объясняется их разным филетическим возрастом; появление этих гусениц моли, столь чрезвычайно похожих друг на друга, в противном случае едва ли можно понять.

Может показаться почти ненужным приводить дополнительные доказательства в поддержку такой интерпретации фактов, но в области, где данные столь скудны, ни один аргумент, который можно извлечь из них, не должен рассматриваться как излишний. Однако вариации, которые иногда происходят у личинок, в определенной степени служат доказательством правильности предложенной теоретической интерпретации.

Когда в онтогенезе этих видов мы действительно видим перед собой серию стадий филетического развития, мы должны признать, что может произойти обычная реверсия, в результате которой взрослая гусеница проявляет признаки молодой. Формы, возвращающиеся к более ранней филетической стадии, в целом должны встречаться, но редко, поскольку эта стадия отодвигается еще дальше в онтогенезе. Таким образом, признаки подпорсальной линии должны встречаться, но редко, у*взрослых* личинок *молочаев*, и еще реже у *Никеи*, в то время как следует ожидать, что они чаще встречаются у *Vespertilio*, а также, как уже было замечено, у *георгинов*. У этого последнего вида, как и у *Vespertilio*, полностью развитая подгрудная линия все еще присутствует на третьей стадии, в то время как *молочаи* появляются только на второй стадии, и то в зачаточном состоянии.

Положение дел на самом деле можно описать следующим образом: среди нескольких сотен взрослых личинок*георгин*, найденных на Сардинии доктором Штаудингером, были такие, у которых на самом деле не было отчетливой подпороговой линии, но вместо нее, как последний признак, была слабая светлая полоска. У одной из гусениц доктора Штаудингера также была отчетливая линия между закрытыми глазными пятнами. На последней стадии *Веспертилио* эта линия появляется еще чаще, в то время как у *молочаев* она встречается крайне редко, а когда присутствует, то проявляется лишь как слабый признак. Так обстоит дело с одним из образцов, фигурирующих в работе Хюбнера как “аберрация”, а также с одним из образцов в коллекции доктора Штаудингера. Из *Никеи* я видел самое большее восемь экземпляров, ни на одном из которых не было никаких следов давно исчезнувшей подпороговой линии.

Следует ожидать, что любая онтогенетическая стадия наиболее легко вернется к предыдущей филетической стадии, так что признаки, присутствующие на предыдущей стадии, следовательно, являются теми, которые чаще всего возникали бы в результате реверсии. Этот постулат теории также находит подтверждение в фактах. Гусеницы, которые в зрелом возрасте принадлежат к*седьмой* филетической стадии, *например, D. Euphorbiae*, нередко демонстрируют вариации, соответствующие *шестой* стадии, *т.е.* только один вместо двух рядов кольцевых пятен - верхний и появляющийся первым. С другой стороны, формы, возвращающиеся к *пятой* филетической стадии (кольцевые пятна с соединительной субдорсальной линией), встречаются, но очень редко. Я никогда не встречал подобных случаев у взрослых живых гусениц *D. Euphorbiae*, хотя в одном случае такая личинка была найдена на четвертой онтогенетической стадии; но поразительно темная, коричневатая подкорковая линия, соединявшая в остальном идеально развитые кольцевые пятна, полностью исчезла на пятой стадии онтогенеза. Те личинки, которые во взрослом состоянии принадлежат к *шестой*

филетической стадии, нередко обнаруживают признаки более или менее развитой *пятой* стадии, как, например, у *D. Vespertilio*.96

РОД SMERINTHUS, ЛАТРЕЙЛЬ.

Гусеницы этого рода очень похожи внешне, и все они обладают чрезвычайно простыми отметинами. Таким образом, исключается наличие многочисленных стадий развития этих отметин, и поэтому изучение онтогенеза обещало предоставить меньше информации о филетическом развитии рода, чем в случае с предыдущими родами. Это исследование, тем не менее, также дало интересные результаты, и изложенные здесь факты будут признаны ценными, поскольку также прольют свет на причины, вызвавшие появление отметин на гусеницах.

Я начну, как и в предыдущих случаях, с истории развития. Мне легко удалось получить оплодотворенные яйца всех известных мне видов *смеринтусов*. Оплодотворенные самки отложили большое количество яиц в заточении, а также выведенных самок более обычного вида можно легко заставить совокупляться, если их приколоть и выставить в подходящем месте на открытом воздухе. При таких обстоятельствах вскоре появляется самец, и совокупление происходит так же легко, как если бы насекомое не было прикреплено указанным способом.

Смеринт Тилий, Линн.97

Светло-зеленые яйца почти сферической формы, и через четырнадцать дней (начало июля) появляются молодые личинки. Они также светло-зеленого цвета и бросаются в глаза большой длиной хвостового рога, который почти вдвое длиннее тела. Этот рог поначалу также светло-зеленый, но в течение часа становится темно-фиолетовым. На данном этапе невозможно обнаружить никаких следов каких-либо отметин.

Как только гусеницы вылупляются, они начинают грызть пустую яичную скорлупу; затем они с большой активностью бегают вокруг и через несколько часов занимают свое положение на самой крупной жилке на нижней стороне листьев лайма, где остаются надолго. В этом случае они имеют ту же форму и цвет, что и жилка листа, и их очень трудно обнаружить, чего не было бы, если бы они располагались наклонно или поперек жилки. Примерно через 4-5 дней гусеницы проходят свою первую линьку и вступают во вторую стадию. На каждой стороне сегментов 11-4 теперь появляются семь косых беловатых полос на несколько более темном зеленом фоне; они наклонены в направлении хвостового рога. Благодаря прозрачности кожи, в месте расположения нижележащего дорсального сосуда появляется темно-зеленая дорсальная линия, при этом зеленое содержимое пищеварительного канала отчетливо видно из-за отсутствия жировой ткани в тканях. Личинки также обладают тонкой беловатой подкорковой линией, которая проходит от рога к голове. На этой стадии рог становится черным с желтовато-красным основанием.

На третьей стадии, которая наступает через шесть или семь дней, косые полосы кажутся темнее, а поддорсальная линия исчезает.

Четвертый этап.

Еще через 4-5 дней происходит третья линька, и теперь начинается диморфизм, который, возможно, лучше будет обозначить как изменчивость, поскольку две крайности соединены

переходными формами. У большинства личинок, как и на предыдущей стадии, чисто белые косые полосы, но у многих из них на передней стороне полос имеется кроваво-красное пятно, демонстрирующее все градации размера и глубины окраски от максимального развития до простого следа. Особый интерес вызывают эти пятна, поскольку они являются первыми зачатками цветной каймы из косых полос, которая встречается у очень многих гусеницсфинксов.

На пятой стадии — последней стадии личиночного развития — красные пятна становятся более ярко выраженными. Среди восьмидесяти гусениц из одного выводка было около двадцати без какого-либо красного цвета, в то время как остальные были украшены более или менее яркими кроваво-красными пятнами, часто большими и неправильной формы. У некоторых экземпляров пятна вытянулись в линии,98 образуя цветной край к косым белым полосам, похожий на тот, которым обладает личинка *Sphinx Ligustri*. Гусеница представлена таким образом на многих рисунках, но обычно цветная полоса сделана слишком правильной, поскольку в действительности она всегда неровно очерчена сверху и никогда не бывает такой четкой и ровной, как у*Sphinx Ligustri*. Персонаж здесь, очевидно, еще не доведен до совершенства, но все еще находится в стадии развития.

Смеринт народный, Линн.

Из зеленых сферических яиц появились личинки длиной 6,5 миллиметров без каких-либо отметин. Они были светло-зеленовато-белого цвета, большая голова и длинный хвостовой рог были того же цвета. Задняя граница сегментов выглядит как легкое блестящее кольцо (Рис. 55, рис. VI).

Характерные отметины рода появляются на следующий день без какой-либо линьки: семь косых белых полос начинаются вблизи линии спины и тянутся по бокам в направлении, параллельном направлению рога. На трех передних сегментах они представлены только тремя маленькими белыми пятнышками (рис. 56). Гусеница также обладает отметиной, от которой у взрослых особей рода сохраняются лишь следы, а именно хорошо развитой, чисто белой подкорковой линией, которая пересекается шестью передними косыми полосами и, соединяясь с верхней частью седьмой, простирается до хвостового рога.

Я долгое время считал, что описанные отметины были впервые приобретены на второй стадии, поскольку я был одержим общепринятой идеей о том, что изменения формы и цвета у насекомых могли происходить только в период омертвения. Сначала я подумал, что линька ускользнула от моего внимания, и убедился в этом только при внимательном наблюдении за отдельными экземплярами.

Второй этап.

Первая линька произошла через пять дней, длина личинки составила 1,4 сантиметра. С этим связаны лишь незначительные изменения маркировки. Подкорковая линия значительно теряет толщину и четкость, а первая и последняя из косых полос становятся значительно шире промежуточных (рис. 57). Зеленый основной цвет, а также полосы приобретают желтоватый оттенок.

С другой стороны, происходят изменения в форме. Голова, которая сначала была округлой, приобретает характерную треугольную форму вершиной вверх, общую для всех видов рода, и в

то же время приобретает две белые линии, которые соединяются вверху на вершине угла. Теперь также происходит позеленение кожи, и образуется красное пятно у основания рога.

На этой стадии, по-видимому, наблюдается общая тенденция к наливанию крови красным, грудные конечности также приобретают этот цвет.

Третий этап.

Вторая линька происходит через шесть или восемь дней, маркировка меняется только в пределах подплечной линии, становясь еще более нечеткой. В настоящее время эту линию можно отчетливо распознать только на трех передних сегментах у нескольких особей, в то время как у большинства она полностью отсутствует. Иногда на косых полосах появляются железистые красные пятна, но этот признак полностью проявляется только на пятой стадии. Примерно из девяноста выведенных экземпляров, у которых я проследил за всем развитием, только у одного были такие пятна, и они располагались по обе стороны шестого сегмента.

Четвертый этап.

Третья линька, которая происходит еще через шесть дней, не связана с каким-либо изменением маркировки.

На этой стадии я также наблюдал у одного образца (не у того, который только что упоминался) железистые пятна, и опять же только на шестом сегменте. В связи с теоретическими выводками, которые можно сделать из этой локализации пятен - предполагая, что она встречается повсеместно, — становится важным провести наблюдения за различными выводками, чтобы исследовать их первое появление, частоту и местную ограниченность. Мне кажется весьма вероятным, что в отношении частоты и времени появления будут большие различия, поскольку на последней стадии именно этот признак демонстрирует большую изменчивость. Было бы более примечательно, если бы было установлено, что первое появление пятен всегда ограничивалось определенным сегментом; и тогда была бы большая аналогия с первым появлением глазных пятен у *Chærocampa* и кольцевых пятен у *Deilephila*.

Пятая стадия.

Взрослая гусеница не отличается по маркировке в какой-либо значительной степени от предыдущих стадий. Первая и последняя полосы кажутся не крупнее промежуточных, поскольку последние теперь увеличиваются в размерах. Многие экземпляры были полностью лишены красных пятен; у других они присутствовали, но были маленькими и незаметными, в то время как у других снова были два пятна, одно над другим, ярко-железисто-красного цвета, которые в некоторых случаях сливались и, таким образом, образовывали одно пятно значительного размера. Я никогда не видел, чтобы эти пятна образовывали правильную, линейную цветную кайму между белыми косыми полосами — как это иногда бывает у *тилий*— ни у живых особей, ни у взорванных личинок, ни на рисунках.

Смеринт глазчатый, Linn.

Зеленые яйца очень похожи на яйца *Populi*, как и только что вылупившиеся гусеницы, которые, как и в случае с этим последним видом, полностью лишены отметин. Как и у*Populi*, отметины

формируются в ходе первой стадии и отчетливо видны перед первой линькой. Длинный хвостовой рог красного цвета.

Через два-три дня гусеницы линяют, их длина тогда составляет один сантиметр; семь красивых косых белых полос и тонкая белая подпороговая линия более ярко выражены, последняя становится шире спереди. Они отличаются от *Populi* тем, что косые полосы объединены по спинной линии.

Вторая линька происходит еще через три дня и не приносит никаких существенных изменений; только тонкая линия спины становится несколько бледнее. Третья линька, которая происходит четыре дня спустя, также не связана с появлением какого-либо принципиально нового признака. Косые полосы остаются такими же, как и раньше, но их верхние части теперь выделяются на несколько более темном зеленом фоне, в то время как подкорковая линия исчезает, оставляя отчетливые следы только на трех или четырех передних сегментах.

Четвертая линька следует через семь дней, и у выведенных мною личинок маркировка почти не изменилась. Лишь небольшие различия в окраске стали заметны в голове и рогах, которые стали голубоватыми. Встречаются, хотя и редко, экземпляры, у которых на этой последней стадии появляются красные пятна вблизи косых полос, точно так же, как у *Populi*, у которых, однако, они встречаются чаще. Я только однажды нашел взрослую личинку *Ocellatus* с красновато-коричневыми пятнами над и под косыми полосами,99 точно такими, как у одного из экземпляров, изображенных Резелем.100

На этой стадии также почти всегда на трех-шести передних сегментах остаются более или менее отчетливые остатки подчелюстной кости, которая простирается назад от головы в виде беловатой линии, пересекающей передние косые полосы. (Рис. 70, стр. VII.)

Результаты истории развития Smerinthus Tiliae, Populi и Ocellatus.

Из скудных материалов, предоставленных этими тремя, очевидно, близкородственными видами, мы можем, по крайней мере, заключить, что в отношении маркировки можно выделить три стадии развития: (1) Простая (зеленая) окраска без маркировки; (2) подпороговые линии, пересеченныесемью парами косых полос; (3) более или менее полное отсутствие подпороговых линий, при сохранении косых полос, которые имеют тенденцию обрамляться красной каймой.

Какой из трех видов самый древний, я не буду пытаться решать. Если бы мы могли рискнуть сделать какой-либо вывод на основании частоты появления красных пятен, то *Tiliae* был бы самым молодым, *m.e.*видом, который продвинулся дальше всех. Но это не согласуется с тем фактом, что косые полосы у этого вида появляются несколько позже. Однако оба эти различия слишком незначительны, чтобы позволить нам сделать на их основе определенные выводы. Сравнение взрослых личинок с другими видами *Smerinthus* также не дает никакой дополнительной важной информации.

Из рода *Smerinthus*, латр., тридцать видов были занесены Греем в каталог,101 из которых я знаком только с личинками восьми (пяти европейских и трех североамериканских). Ни один из них на последней стадии не обладает полной линией спины вместе с косыми полосами. Ни один из них, с другой стороны, не демонстрирует более продвинутой стадии развития, поскольку красные пятна постоянно формируются в цветные пограничные полосы. Поэтому мы должны признать, что все они достигли почти одинаковой стадии филетического развития.

Обращаясь к сомнительно расположенному роду *Calymnia*, Boisduval, который представлен Серым цветом только одним видом, обозначенным Westwood102 как *Smerinthus*, мы сначала встречаемся с более древней стадией развития рода.

Взрослая гусеница *C. Panopus*из Ост-Индии обладает, помимо косых полос, полностью развитой подпороговой линией,103 и, таким образом, соответствует первой стадии *S. Populi*. Этот вид, возможно, сохранит в своем онтогенезе стадию, на которой косые полосы также отсутствуют, в то время как линия спины присутствует. Исходя из раннего исчезновения подплечной линии у вида*Smerinthus*, мы можем рискнуть заключить, что этот признак появился на ранней стадии филогенеза, в то время как косые полосы представляют собой вторичную форму маркировки, как будет установлено далее.104

РОД MACROGLOSSA, ОКСЕНХАЙМЕР.

Известны взрослые личинки пяти видов, и теперь я могу добавить к ним шестую. У Грея род насчитывает двадцать шесть видов.105 Я не могу найти никаких рисунков или описаний молодых стадий этих гусениц, и я сам наблюдал полный онтогенез только одного вида.

Поместив пойманную самку *M. Stellatarum* в просторную клетку для размножения на открытом воздухе, я смог получить яйца. Мотылек кружил над цветами и откладывал свои маленькие, травянисто-зеленые, сферические яйца (частично на крыле) поодиночке на листья, бутоны и стебли *Galium Mollugo*. Всего за три дня было получено 130.106

Первый этап.

Примерно через восемь дней появляются гусеницы. Они всего два миллиметра в длину и сначала желтоватые, но вскоре становятся зелеными, усажены небольшими одиночными щетинками и обладают коротким зеленоватым хвостовым рогом, который впоследствии становится черным. Головка зеленовато-желтая. Молодые личинки полностью лишены маркировки. (Фото III, рис. 1).

Второй этап.

Первая линька происходит через четыре дня, и теперь гусеница приобретает отметины, которые она, по существу, сохраняет до окукливания.

Появляются тонкие белые подкорковые и дыхальцевые линии и в то же время темно-зеленая спинная линия, которая, однако, возникает не из-за отложения пигмента, как это обычно бывает, а из-за разделения складок жировой ткани в этом месте. (Рис. 2, стр. III.)

Цвет теперь у всех образцов грязно-зеленый, кожица мелко-позеленела.

Третий этап.

Вторая линька, происходящая еще через четыре дня, не приводит к каким-либо изменениям маркировки, окрас становится лишь несколько темнее. Длина - двенадцать миллиметров.

Четвертый этап.

Третья линька (еще через четыре дня) также приводит только к изменению окраски, которая носит такой характер, что гусеница становится диморфной. В то же время происходит то своеобразное огрубение кожи, которое в случае с*херокампой*было обозначено как “шагривание”. Окраска теперь у одних экземпляров светло-травянисто-зеленая, у других темно-зеленая; у последних подплечная линия окаймлена сверху темно-коричневым, и дыхальца также этого цвета. Длина - семнадцать миллиметров.

Пятая стадия.

Четыре дня спустя, после четвертого экдиза, диморфизм переходит в полиморфизм. Можно выделить пять основных типов:—

Разновидность I.— светло-зеленый (рис. 7, Фото III.); линия спины черновато-зеленая, сильно выраженная; линия спины широкая, чисто белая, окаймленная сверху темно-зеленым; линия дыхальца хромово-желтая; рог черный, с желтым кончиком и синими боками. Дыхальца черновато-коричневые, с узкой желтой каймой; ножки и оконечности передних конечностей киноварно-красные.

Разновидность II.— Черновато-коричневая (рис. 6, Фото III.); голова и переднегрудь желтовато-коричневые; отметины такие же, как указано выше.

Разновидность III.—Черновато-зеленый или зеленовато-черный (рис. 10 и 11, стр. III.); линия спины с черновато-зеленой каймой вверху, постепенно переходящей в светло-зеленый основной цвет; линия дыхальца хромово-желтого цвета; голова и переднегрудь зеленовато-желтые.

Сорт IV.—Светло-зеленый (рис. 4 и 12, стр. III.); линия спины довольно слабая; подбородочная часть широкая, лишь слегка окаймлена темно-зеленым; подпиракулярная линия слегка желтоватая; голова и переднегрудь зеленые.

Разновидность V.— Коричневато-фиолетовая (рис. 8, Фото III.); черная спинная линия на красноватом фоне либо узкая, либо широкая.

Из этих пяти разновидностей мы видим, что различные типы не стоят непосредственно рядом друг с другом; фактически они связаны многочисленными переходными формами, основной цвет которых сильно различается, может быть темным или светлым, желтоватым или голубоватым. (Сравнитерис. 4, 5, 7 и 12.) Отметины остаются одинаковыми у всех, но могут быть очень разной интенсивности. Линия спины часто обозначена лишь очень слабо, а линия подбородка часто лишь слабо очерчена; последняя также иногда бывает темно-черной сверху и окаймлена довольно темно снизу, бока тогда темно-зеленые, часто с черноватыми точками на желтой дыхательной линии (рис. 5,стр. III.), которая также часто окаймлена черным. Только рога и ноги одинаковы во всех формах. Зеленый основной цвет переходит в черновато-зеленый, зеленоватый или коричневато-черный, и снова от красновато-коричневого к сиреневому (рис. 3), причем последний цвет является самым редким.

Обозначение “полиморфизм” может показаться здесь совершенно неприменимым, поскольку у нас нет резко отличающихся друг от друга форм, но есть пять очень изменчивых основных цветов, соединенных многочисленными промежуточными способами окраски. Если, однако, будет предложен термин “изменчивость”, то я располагаю наблюдением, которое, как правило,

показывает, что различные цвета должны в определенной степени закрепиться. Я нашел коричневую гусеницу, пять передних сегментов которой были светло-зелеными с левой стороны, а пятый сегмент смешанным коричнево-зеленым (рис. 9,стр. III.). Очевидно, что такая частичная окраска может появиться только там, где у нас есть конкурирующие признаки, которые не могут сочетаться; точно так же, как в случае с пчелами-гермафродитами, где одна половина сегмента мужская, а другая женская, эти два признака никогда не сливаются, образуя действительно промежуточную форму.107 Из этого наблюдения я заключаю, что некоторые из основных разновидностей *звездчатые* уже настолько отдалились друг от друга, что их следует рассматривать как промежуточные фиксированные формы, окраска которых больше не сливается воедино, когда они встречаются у одной особи, но развиваются в смежных областях. Другие факты согласуются с этим выводом. Таким образом, среди 140 взрослых личинок, которых я вывел из вышеупомянутой партии яиц, переходные формы были в меньшинстве. Насчитывалось сорок девять зеленых и шестьдесят три коричневых гусеницы, в то время как только двадцать восемь были более или менее переходными.

На этом основании я обозначаю это явление как “полиморфизм”, хотя, возможно, оно еще не достигло своих самых резких пределов. Это было бы достигнуто путем устранения промежуточных форм.108

Непосредственно перед окукливанием все гусеницы, как зеленые, так и коричневые, приобретают сиреневую окраску. Пятая стадия длится семь дней, а все личиночное развитие - двадцать три дня, при этом период от отложения яиц до появления мотылька составляет всего тридцать один день.

Я подробно рассмотрел полиморфизм *Stellatarum* не только потому, что он до сих пор оставался неизвестным, и анализ таких случаев полностью игнорировался,109 но и более конкретно потому, что, как мне кажется, из этого можно сделать важные выводы. Более того, такое чрезвычайное разнообразие форм интересно, поскольку, насколько мне известно, полиморфизм в такой степени не наблюдался ни у одного насекомого.

Теоретическое значение этого полиморфизма будет рассмотрено позже. Это никоим образом не связано с более продвинутым развитием отметин, поскольку*M. Stellatarum* находится в этом отношении на очень низком уровне развития. У этого вида всего две стадии: (1) полное отсутствие каких-либо отметин; и (2) простая подчелюстная, с дорсальными и дыхальцевыми линиями. Следовательно, мы должны признать, что филетическое развитие отметин долгое время оставалось в застое, или, что выражает то же самое, что отметины, которыми теперь обладает взрослая личинка, чрезвычайно старые.

Чтобы завершить мои наблюдения над *M. Stellatarum*, я теперь добавлю несколько замечаний о куколке, цветовые вариации которой показалось важным исследовать из-за необычайной изменчивости гусеницы. Куколка меняется очень незначительно; охристо-желтый основной цвет иногда переходит в красноватый, а иногда в зеленоватый; довольно сложная черновато-коричневая маркировка полосатых линий очень постоянна, особенно на участках крыльев, и в лучшем случае более или менее ярко выражена. Мельчайшие цветовые вариации куколки, следовательно, не имеют никакой связи с окраской гусеницы, и зеленые, и коричневые личинки иногда образуют красновато-желтые, а иногда зеленовато-желтые куколки.

Сравнение *M. Stellatarum* с другими известными видами рода едва ли вносит какие-либо дополнения в наши знания о филетическом развитии. Таким образом, два европейских вида, гусеницы которых известны, а именно. *M. Fuciformis* и *Bombyliformis*,110 имеют по существу те же отметины, что и *Stellatarum*, главным элементом которых является хорошо развитая подпороговая линия. Индийский *M. Gilia*, Herrich-Schäf., также обладает этой линией,111 и, вместе с восточноиндийским *M. Corythus*, Walk.,112, кроме того, имеет косые полосы; полосы, однако, не пересекают эту линию, а начинаются под ней и, вероятно, возникли в более поздний период, чем подкорковая линия. Если это так, мы должны рассматривать *M. Corythus* как представляющий более позднюю филетическую стадию. Согласно рисункам Дюпончеля, и у *M. Fuciformis*, и у *Bombyliformis* возле дыхалец встречаются небольшие косые полосы (красного цвета), но они не имеют ничего общего с только что упомянутыми косыми полосами у *M. Gilia*, поскольку они проходят в противоположном направлении. Из двух европейских видов я видел живую гусеницу только *Fuciformis*, и у нее не было косых полос.

К этим пяти видам я теперь могу добавить шестой, а именно. *Macroglossa Croatica*,113 вид, обитающий в Малой Азии и Восточной Европе, образец которого и уведомление были любезно направлены мне доктором Штаудингером. Взрослая гусеница очень похожа на гусеницу *M. Stellatarum* по форме и маркировке, но подпороговая линия кажется гораздо менее отчетливой, а спинная и дыхальцевая линии, кажется, полностью отсутствуют. Цвет, как правило, зеленый, но варьируется до красного, а подпороговая линия у молодых более отчетлива и заострена, чем у взрослой личинки. Таким образом, окраска этого вида ни в коей мере не превосходит окраску *Stellatarum*, а, напротив, намного проще.114

РОД PTEROGON, БУА.115

Хотя я знаком лишь с небольшой частью истории развития одного вида этого рода, я приведу здесь этот фрагмент, поскольку, взятый в связи с двумя другими видами, он представляется мне достаточным для определения, по крайней мере в общих чертах, направления развития, которое принял этот род.

Птерогон - Другой, Fabr.

Взрослая личинка, как стало известно из многих, и по большей части хороших рисунков, имеет очень сложную маркировку, которая, по-видимому, не проистекает ни из одного из элементов маркировки у*сфингид*, рассмотренных до сих пор. Поэтому я был очень удивлен, обнаружив молодую гусеницу этого вида, длиной всего двенадцать миллиметров, светло-зеленого цвета, без каких-либо следов последующей сетчатой маркировки и с широкой белой подкорковой линией, проходящей вдоль всех двенадцати сегментов. (Фото VII., рис. 63). Судя по размеру и последующему развитию, эта гусеница, вероятно, находилась на третьей стадии.

Та же окраска и отметины сохранялись и на следующей (четвертой) стадии; но в положении, которое занимал хвостовой рог у других*сфингид*, теперь можно было наблюдать зародыш будущего глазка в виде круглого желтоватого пятна (рис. VII, рис. 64). Подкорковая линия внезапно исчезает на пятой стадии, когда личинка становится темно-зеленой (редко) или черновато-коричневой; также появляются решетчатая маркировка и маленькие косые полосы, а

также красиво развитые глазные пятна, состоящие из желтого зеркала с черным ядром и основной области (Рис. VII., рис. 65).

Североамериканские *птерогоны-гауры* и *P. Abboti*116 также имеют отметины, в точности аналогичные отметинам этого европейского вида во взрослом состоянии; но у двух первых отметины представляют особый интерес как указание на то, каким образом первичная маркировка Сфинкса трансформировалась в маркировку, по-видимому, совершенно отличающуюся от взрослой *P. ŒNotheræ*. *P. Gauræ* зеленая, со сложной решетчатой маркировкой, которая, как показывает более пристальное наблюдение, возникает из-за того, что линия спины переходит в маленькие черные отметины. точки, в то время как подкорковая линия разделена на черные треугольники с белой каймой. Таким образом, эта гусеница вновь подтверждает замечательный феномен, заключающийся в том, что животные, а также растения Северной Америки филетически старше европейской фауны и флоры, мнение, которое, похоже, аналогичным образом подтверждается *Deilephila Lineata*, репрезентативной формой *D. Livornica*. С этим полностью согласуется тот факт, что у личинки *P. Gauræ* отсутствует глазное пятно на одиннадцатом сегменте, а вместо него все еще виден первоначальный, хотя и небольшой хвостовой рог. Совершенное насекомое также напоминает нашего *P. ŒNotheræ* по цвету и маркировке, но не по форме крыльев.

О том, что гусеницы рода *Pterogon* первоначально обладали хвостовым рогом, мы узнаем от *P. Gorgoniades*, Hübn.,117 вида, обитающего сейчас на юго-востоке России, и знанием о котором я обязан коллекции доктора Штаудингера. Здесь насчитывается около восьми раздутых особей длиной от 3,7 до 3,9 сантиметров, на которых видны отметины, иногда на красном, а иногда и на зеленом фоне, которые объединяют этот вид с молодой формой *P. ŒNotheræ*, а именно широкая белая подпороговая линия, проходящая от маленького хвостового рога к голове. В дополнение к этому, однако, гусеница обладает необычайно широкой белой инфраспиракулярной линией с красной каймой, тонкой белой спинной полосой и аналогичной линией между подспорьем и дыхальцем,*m.e.* надспиракулярной линией.

Гусеницы в коллекции Штаудингера, несмотря на их небольшой размер, все принадлежат к последней стадии, поскольку сама моль не превышает 2,6 сантиметра в ширину и, следовательно, является одной из самых мелких из известных*сфингид*. Следовательно, во взрослом состоянии этот вид имеет маркировку, очень похожую на маркировку*ŒnotheræWBR_otherNotheræme же отношения, что*Deilephila Hippophaës*имеет к*D. Euphorbiae*, только в данном случае интервал между двумя видами больше. Горгониады*, очевидно, филетически более старый вид, как мы видим по маркировке и наличию рога. Мы, конечно, еще не знаем, обладал ли *ŒnotheræWBR_otherNotheræ* possesses a horn in its earliest stages, although in all probability it does so; in any case the ancestor of *ŒnotheræWBR_otherNotheræ*Another*был рог, поскольку близкородственный*P. Gauræ теперь обладает им..... . . . .

Таким образом, мы видим, что и в роде *Pterogon* маркировка гусениц начинается с продольной линии, образованной из подпорзальной; добавляется инфраспиракулярная или также супраспиракулярная линия (*Gorgoniades*). Решетчатая маркировка развивается из линейной маркировки путем разделения последней на пятна или небольшие участки, которые в конечном итоге (в *другом*случае) становятся полностью независимыми, их связь с линейной маркировкой больше не ощущается непосредственно.

РОД СФИНКСОВ, ЛИНН.

Из этого рода (в узком смысле, используемом Греем) Мне удалось, несмотря на все трудности, получить оплодотворяющие яйца только одного вида. Самок невозможно заставить откладывать яйца в заточении, и получить яйца можно только случайно.

Я долго и тщетно искал в литературе по этому предмету какие-либо сведения о молодых стадиях развития этих гусениц и, наконец, нашел в примечании к работе Резеля наблюдение Климана над молодыми формами*Sphinx Ligustri*, которое, хотя и далеко от завершения, проливает свет на некоторые моменты.

От самки *S. Ligustri* Клееманн получил 400 оплодотворенных яиц. Появившиеся на свет гусеницы “сначала полностью светло-желтовато-зеленые, но становятся зеленее после поедания свежих листьев”; рог также сначала светло-зеленый, а затем становится “темнее”. Молодые личинки плетут паутину, с помощью которой они прикрепляются к листьям своего пищевого растения (этого, насколько я знаю, не наблюдалось ни у одного вида *Sphingidae*). Они линяют четыре раза, кайма вокруг головы и фиолетовые полосы появляются после третьей линьки, причем эти полосы “ранее были полностью белыми”. Экдизы следуют с интервалом примерно в шесть дней, увеличиваясь примерно до десяти дней после четвертой линьки.118

Из этого краткого отчета мы заключаем, что на третьей стадии маркировка состоит из семи наклонных белых полос, которые на четвертой стадии приобретают цветные края - факт, который я сам часто наблюдал. К сожалению, наблюдения Клееманна не дают никакой информации о самом важном моменте — наличии или отсутствии субдорсальной линии на самых молодых стадиях. То, что он не упоминает этот характер, никоим образом не может рассматриваться как доказательство его фактического отсутствия. Я скорее склонен полагать, что он присутствует на первом, а возможно, и на втором этапе. Встречаются, однако, виды рода*Sphinx* (*sensû strictiori*), которые в молодом возрасте обладают поддорсальной линией, о чем, я думаю, можно с уверенностью заключить из того факта, что остатки такой линии присутствуют во взрослой личинке *S. Convolvuli*.

Этот вывод становится еще более определенным при сравнении отметин с отметинами почти родственного рода; без такого сравнения отделение рода*Macrosila*, Boisd., от *Sphinx* едва ли оправдано. Если к этим двум родам мы добавим *Dolba*, Walk., и *Acherontia*, Ochs., то мы должны быть поражены главным образом большим сходством в отметинах, которое часто достигает такой степени, что различия между двумя видами заключаются исключительно в небольших оттенках цвета, в то время как у мотыльков расхождение гораздо больше.

Из упомянутых родов я знаком всего с четырнадцатью видами гусениц:—*Macrosila Hasdrubal*, *Rustica*,119 и *Cingulata*;119 *Sphinx Convolvuli*, *Ligustri*, *Carolina*,Quinquemaculata,119119 *Drupiferarum*,119 *Кальмиай*,119 и *Гордий*;119 *Долба Хилейус*;119 *Ахеронтия Атропос*, *Стикс*,120 и *Сатаны*.120 За одним исключением все эти гусеницы обладают косыми полосами, аналогичными полосам личинок *смеринтуса*, и у большинства из них нет никаких следов подпороговой линии; один вид — североамериканский *M. Cingulata* — имеет полностью развитую подпороговую линию; а типичный европейский вид, *S. Convolvuli*, имеет рудиментарную подпороговую линию. Основной цвет у большинства этих видов такой же зеленый, как и у листьев их пищевых растений; некоторые коричневые, *то есть* землистого цвета, и на них отметины не так заметны; другие же обладают очень яркой окраской (*A. Atropos*),

причем косые полосы в этих случаях очень яркие. Только*M. Hasdrubal*121 полностью отделяет себя от этой системы классификации, поскольку этот вид темно-черный с узкими желтыми кольцами, при этом рог и последний сегмент красные.

Большая и самая яркая гусеница *М. Гасдрубала* - та самая, которую Уоллес использовал для своей теории яркой окраски гусениц. Объяснение происхождения этого широко расходящегося способа маркировки могло быть дано только в онтогенезе, в котором, несомненно, сохранилась та или иная из более древних филетических стадий.

Строго говоря, то же самое следует сказать и о других видах — тем не менее, их сравнение со столь сходным образом отмеченными *смеринтинами*, вместе с тем обстоятельством, что у некоторых видов можно проследить подпорсальную линию, позволяет предположить, что и здесь подпорсальная линия была первичной отметиной, которая впоследствии была полностью заменена косыми полосами.*Сфингины*, следовательно, были бы более молодой группой, чем *смеринтинные*, вывод, который подтверждается тем фактом, что у первых косые полосы достигли более высокого развития, всегда двух, а иногда даже трех цветов (*S. Drupiferarum*, белый, красный, черный), в то время как у видов *Smerinthus* они лишь изредка имеют равномерно окрашенные границы.

РОД ANCERYX, БУА.

Хотя этот род не включен в большинство европейских каталогов — единственный европейский вид, представляющий его, отнесен к роду*Sphinx*, Linn.122— его отделение от *Sphinx* представляется мне оправданным не из-за разительных различий, представленных мотыльками, а потому, что гусеницы, судя по тому немногому, что мы о них знаем, также демонстрируют аналогичную степень различия.

Мне часто удавалось получать оплодотворенные яйца *Anceryx Pinastri*, и теперь я расскажу историю развития этой гусеницы, которая уже была с большой точностью описана в превосходной работе Ратцебурга о лесных насекомых. Резель был знаком с тем фактом, что “сосновая моль” откладывает яйца поодиночке на хвою сосны в июне и июле, и он описал их как “желтоватые, блестящие, овальной формы, размером с просяное зернышко”.

При появлении на свет гусеницы достигают шести миллиметров в длину, светло-желтого цвета, голова блестяще-черная с желтым клипеусом. Хвостовой рог, раздвоенный на кончике, тоже сначала желтоватый, но вскоре становится черным. Особой маркировки пока нет, но красноватая полоса проходит вдоль области спинного сосуда, а ход дыхалец также отмечен оранжево-красной линией. (Рис. 53, А и Б,стр. VI.)

Как только молодые личинки насытились пищей, они приобретают зеленоватую окраску. Первая линька происходит через четыре дня, и сразу после этого отчетливые отметины все еще отсутствуют, за исключением зеленовато-белой дыхальцевой линии. Однако в течение нескольких часов первоначальный светло-зеленый основной цвет становится темнее, и в то же время появляется четкая зеленовато-белая линия спины вместе с параллельной линией, проходящей над дыхальцами, которая у*Pterogon Gorgoniades*уже обозначена как “супраспиракулярная”. Линия спины отсутствует: голова светло-зеленая, с двумя узкими черновато-коричневыми линиями, окружающими клипеус; рог и грудные ножки черные; застежки красновато-зеленые; длина от двенадцати до тринадцати миллиметров. (Рис. 54.)

Третий этап.

Еще через четыре дня происходит вторая линька, при этом ни цвет, ни отметина не затрагиваются. Только рог, теперь уже не раздвоенный, становится коричневатым с черным кончиком. Молодые гусеницы теперь, как и прежде, превосходно приспособлены к сосновым иглам, которыми они питаются днем и от которых их можно отличить лишь с трудом.

Четвертый этап.

Третья линька также не приносит существенных изменений. Основной цвет и маркировка остались прежними, только дыхальца, которые раньше были тускло-желтоватыми, теперь стали ярко-кирпично-красными. Рог становится желтовато-красным у основания.

Пятая стадия.

Отметина полностью меняется только на пятой и последней стадии. Широкая красновато-коричневая линия спины более или менее полностью заменяет подгрудную. Надспиракулярная линия также разделяется на множество коротких отрезков, в то время как зеленый основной цвет у некоторых экземпляров более или менее заменяется коричневатым оттенком, распространяющимся от спины к бокам. Рог черный; верхняя часть первого сегмента с роговой пластинкой, похожей на роговую пластинку у *личинок*дейлефилы....

Этот этап очень изменчив, о чем свидетельствуют рисунки в различных работах. Вариации возникают, с одной стороны, из-за борьбы между зеленым основным цветом и красновато-коричневым, простирающимся сверху, и, с другой стороны, из-за более или менее полного исчезновения связанных с ним продольных линий. Последние иногда полностью сохраняются, как в случае с гусеницей, изображенной Хюбнером (*Сфингес*, III., *Легитимный* C, b), у которой как субдорсальная, так и супраспиракулярная линии непрерывны от сегмента 11 до сегмента 1, что, возможно, можно рассматривать как возврат к первичной форме.

Полное изменение маркировки с четвертой на пятую стадию зависит от того факта, что молодые личинки напоминают *иглы* сосны, в то время как взрослые особи приспособлены к *веткам*. Я вернусь к этому позже.

Онтогенез *A. Pinastri* знакомит нас с тремя различными формами маркировки: (1) простая окраска без маркировки; (2) маркировка, состоящая из трех пар параллельных продольных линий; (3) сложная маркировка, возникающая в результате разделения последней и добавления более темной спинной линии.

Из четырнадцати видов, отнесенных Греем к роду *Anceryx*, я нахожу, в дополнение к описанному, упоминания только о двух гусеницах:

A. Coniferarum,123 североамериканский вид, обитающий на *сосне обыкновенной*, был описан Эбботом и Смитом. Окрас и маркировка очень похожи на *A. Pinastri*.

A. Ello, Linn.,124 согласно авторитетному источнику Мериана, описан Клеменсом125 как темно-коричневый, “с белой линией спины и неправильными белыми пятнами по бокам”. Он питается “разновидностью *псидиума* или *гуавы*”.

Большинство видов *Anceryx*, по-видимому, питаются *хвойными деревьями*, к которым они демонстрируют общую и решительную адаптацию. В отсутствие решающей информации я частично вывожу это из названий, таких как *Anceryx Juniperi* (Африка). Давно известно, что у нашего *A. Pinastri* смесь коричневого и елово-зеленого цветов с вкраплениями бросающихся в глаза неправильных светло-желтоватых и белых пятен заставляет взрослую личинку демонстрировать очень совершенную адаптацию к окружающей среде. Об этой гусенице Резель пишет: “После еды она остается неподвижной, и ее трудно разглядеть, потому что она того же цвета, что и ее пища, поскольку коричневая линия спины почти такого же цвета, как сосновые веточки; и кто не знаком с тем фактом, что под зелеными иголками также много желтого?”

Эта адаптация к иголкам и веточкам, очевидно, объясняет, почему эта гусеница во взрослом состоянии так далека от гусениц рода*Sphinx*, в то время как мотыльки настолько близкородственны, что их выделили в отдельный род только тогда, когда мы познакомились с большим количеством видов.

II.
Выводы из филогении.

Изложенные ранее соображения полностью основаны на точке зрения Фрица Мюллера и Геккеля о том, что развитие индивида представляет собой историю предков *in nuce*, а онтогенез является сжатым повторением филогенеза.

Хотя этот закон в целом верен — все недавние исследования развития дали ему новое подтверждение, — не следует забывать, что это “краткое изложение” не только значительно сокращено, но также может быть “фальсифицировано”, так что тщательное изучение каждого конкретного случая очень желательно.

Таким образом, возникает вопрос, прежде всего, о том, следует ли на самом деле рассматривать отметины гусениц, столь отчетливые на разных стадиях роста, как остаточные отметины, унаследованные от родительской формы; или же их различия не зависят от того факта, что гусеница в процессе роста подвергается воздействию различных внешних условий жизни, к которым она приспособилась, приняв другой облик.

Первое, несомненно, имеет место. Ни в коем случае нельзя отрицать, что условия жизни молодых гусениц *иногда* отличаются от условий жизни взрослых особей. В действительности, позже будет показано, что в некоторых случаях принятие нового облика в пожилом возрасте действительно зависит от приспособления к новым условиям жизни; но, как правило, внешние условия остаются очень похожими в течение развития личинки, как следует из того факта, что смена пищевого растения никогда не происходит.126 Поэтому нам скорее следует ожидать полного сходства маркировки на протяжении всего личиночного периода, вместо значительных различий, которые мы фактически наблюдаем.

Мне кажется, что различные обстоятельства показывают, что появление отметин у молодых личинок лишь в исключительных случаях обусловлено новой адаптацией, но, как правило, они зависят от наследственности. Во-первых, существует тот факт, что близкородственные виды, подвергшиеся воздействию совершенно одинаковых внешних условий, как, например,*Chærocampa Elpenor* и *Porcelus*, обладают совершенно одинаковыми отметинами в молодом возрасте, которые, тем не менее, проявляются на разных стадиях роста. Таким образом, поддорсальная линия впервые появляется у *Elpenor* на второй стадии, в то время как у *Porcelus* она присутствует на первой стадии. Если эта линия была приобретена молодой личинкой для адаптации ее в этом возрасте к особым условиям жизни, то она должна появиться у обоих видов на одной и той же стадии. Поскольку это не так, мы можем заключить, что это всего лишь наследственный признак, полученный от взрослого предка двух видов, и теперь отнесенный к молодым стадиям, будучи (так сказать) отодвинутым дальше назад у одного вида, чем у другого.

Но самое сильное и, как мне кажется, наиболее убедительное доказательство чисто филетического значения отметин у молодых личинок заключается в поразительной регулярности, с которой они развиваются сходным образом у всех родственных видов, какими бы различными ни были их внешние условия жизни. У всех видов группы*Chærocampa* (родов *Chærocampa* и *Deilephila*) маркировка — независимо от того, насколько она может отличаться на более поздних стадиях — возникает из простой подпороговой линии. Это происходит даже у видов, которые питаются самыми разнообразными растениями, и у которых отметины не могут иметь никакого биологического значения, если личинки настолько малы, что их можно увидеть только через линзу, и где невозможно имитировать черешки листьев или прожилки, настолько отчетливы листья и гусеницы.

Более того, когда у *Macroglossinae* (роды *Macroglossina*, *Pterogon* и *Thyreus*) мы видим точно такую же простую маркировочную (поддорсальную) линию, сохраняющуюся на протяжении всех стадий у двух родов, в то время как у *Smerinthinae* эта линия исчезает на очень ранней стадии, а у *Sphinginae* присутствует лишь в виде следов, мы можем дать только одно объяснение этим фактам. Здесь мы имеем фрагментарную серию, представляющую филетическое развитие отметин Сфинкса, которые возникли на основе одного первоначального плана — простой подчелюстной линии - и затем претерпели дальнейшее развитие в различных направлениях. По мере дальнейшего развития более старые филетические стадии всегда будут отодвигаться на более молодые онтогенетические стадии, пока, наконец, они не будут лишь слабо представлены даже на самой молодой стадии (*D. Euphorbiae*) или же полностью уничтожены (большинство видов рода *Sphinx*). Я полагаю, что никакого другого достаточного объяснения этим фактам привести невозможно. Допуская, что в правильности приведенных выше взглядов больше нельзя сомневаться, мы можем теперь занять определенную позицию, согласно которой онтогенез личиночных отметин более или менее полно раскрывает их филогенез в зависимости от количества пропущенных филетических стадий или, в некоторых исключительных случаях, фальсифицированных. Другими словами, онтогенез личиночных отметин представляет собой более или менее сжатый и иногда фальсифицированный обзор филогенеза.

Считая это установленным, мы должны затем иметь дело с единообразием феноменов развития, на основе чего мы можем затем попытаться проследить побудительные причины, лежащие в основе этого развития.

Закон или, возможно, лучше, линия направления, которой следует развитие, по существу, такова:—

1. Разработка начинается с состояния простоты и постепенно переходит в состояние сложности.

2. Новые признаки впервые появляются на последней стадии онтогенеза.

3. Затем такие признаки постепенно переносятся на более ранние стадии онтогенеза, вытесняя таким образом более старые признаки, пока последние полностью не исчезнут.

Первый из этих законов кажется почти самоочевидным. Всякий раз, когда мы говорим о развитии, мы подразумеваем переход от простого к сложному. Следовательно, этот результат не что иное, как подтверждает наблюдение, что перед нами действительно развитие в истинном смысле этого слова, а не просто последовательность различных независимых условий.

С другой стороны, два следующих закона претендуют на большее значение. Сейчас они сформулированы не впервые, но были выведены несколько лет назад Вюртембергером127 на основе исследования аммонитов. В этом случае также новые признаки преобладают в более поздние периоды жизни, а затем переносятся обратно на более молодые онтогенетические стадии в ходе филетического развития. “Изменение характера раковины у аммонитов сначала бросается в глаза в последней камере; но в последующих поколениях это изменение постоянно отступает к началу спиральных камер, пока не станет преобладать на большей части извилин”.

В том же смысле следует также рассматривать случай, о котором недавно сообщили Ноймайр и Пауль, в отношении определенных форм *Melanopsis* из западнославянской *гряды Paludina*. У *M. Recurrens* последние извилины раковины гладкие, что является новым признаком; однако маленькие верхние извилины слегка ребристые, как и в случае с последним извилином непосредственного прародителя. Зародышевые извилины снова гладкие, и автор полагает (на других основаниях), что более отдаленный прародитель обладал гладкой оболочкой.

Следовательно, в этом случае, как и в случае с аммонитами, каждая раковина в известной степени повествует об истории предков вида; в одной и той же раковине мы обнаруживаем близость различных филетических стадий. Отметины гусениц не предоставляют подобных возможностей; тем не менее я полагаю, что с их помощью мы продвинулись несколько дальше и способны глубже проникнуть в причины, лежащие в основе процессов трансформации, потому что здесь мы можем наблюдать живое существо и, таким образом, изучать историю его жизни с большей точностью, чем это возможно для ископаемого вида.

Когда в 1873 году я получил мемуары Вюртембергера, я был не только поражен согласием его основных результатов с теми, к которым я пришел при изучении отметин личинок, но и почти в такой же степени поражен огромной разницей в интерпретации фактов. Последние указывают на постепенный обратный перенос нового признака с позднейших на более ранние стадии онтогенеза. Без дальнейших подтверждений Вюртембергер предполагает, что в определенной степени самоочевидно, что сила, производящая этот обратный перенос, та же самая, что, согласно его точке зрения, впервые вызвала рассматриваемый признак на последней стадии, а именно естественного отбора. “Вариации, приобретенные в преклонном возрасте организма,

могут, когда это выгодно, наследоваться последующими поколениями таким образом, что они всегда появляются немного раньше, чем у предыдущих поколений".

Конечно, теоретически возможно, что вновь приобретенный признак, который также благоприятен для более ранних стадий, может быть постепенно перенесен на эти стадии, поскольку в этом случае те особи, у которых этот признак проявился раньше всего, имели бы наибольшие шансы на выживание. Однако в случае развития личиночных отметин имеются факты, которые, как мне кажется, показывают, что такое обратное перенесение нового признака в определенной степени не зависит от принципа полезности и что поэтому его следует отнести к другой причине — к врожденному закону роста, который управляет каждым организмом.

Когда у личинки *C. Elpenor*мы замечаем, что два глазных пятна, которые сначала образуются на четвертом и пятом сегментах, появляются впоследствии на других сегментах как слабые следы, не имеющие никакой биологической ценности, мы не можем объяснить это явление естественным отбором. Мы скорее должны сказать, что у сегментированных животных существует тенденция к повторению сходных признаков на всех сегментах; и это просто равносильно утверждению, что для повторения таких вновь приобретенных признаков необходим врожденный закон роста.

Следовательно, существование такого закона роста, действующего независимо от естественного отбора, можно считать установленным, и его действительно нельзя оспаривать ("корреляция роста" Дарвина). В данном случае мне кажется, что врожденный закон такого рода, определяющий обратную передачу новых признаков, выводится из уже приведенных примеров в другом смысле, а именно из того факта, что во многих случаях признаки, которые явно выгодны взрослому, переносятся на более молодые стадии, где они имеют самое большее, но безразличную ценность и, безусловно, не могут принести прямой пользы. Так обстоит дело с косыми полосами у *смеринтуса*, которые у взрослых личинок напоминают ребристость листа, как будет показано более полно позже, и в сочетании с зеленой окраской делают этих гусениц очень трудными для обнаружения на их пищевых растениях. Насекомых легко не заметить, и отчетливо распознать их можно только при ближайшем рассмотрении.

Теперь эти косые полосы появляются у всех известных мне гусениц *смеринтуса* на второй, а иногда даже на первой стадии, *т.е.* у личинок длиной от 0,7 до 1 сантиметра. Полосы здесь расположены гораздо ближе друг к другу, чем ребра любого из листьев ивы, тополя или липы, и поэтому могут не иметь никакого сходства с этими листьями. Молодые гусеницы, конечно, не становятся более заметными из-за косых полос, поскольку распознать их можно только при ближайшем рассмотрении. Именно по этой причине полосы не были устранены естественным отбором.

Следовательно, замечательный феномен обратного переноса вновь приобретенных признаков может быть сформулирован следующим образом: Изменения, возникшие на более поздних стадиях онтогенеза, имеют тенденцию переноситься обратно на более молодые стадии в ходе филетического развития.

Уже зарегистрированные факты развития предоставляют многочисленные доказательства того, что этот перенос происходит постепенно, шаг за шагом, по тому же пути, который привел к первому формированию нового признака на заключительной стадии онтогенеза.

Если бы этот закон не был принят, онтогенез во многом утратил бы тот интерес, которым он сейчас обладает для нас. Тогда было бы уже невозможно на основании онтогенетического хода развития органа или признака сделать вывод о его филогении. Если бы, например, глазные пятна у *личинки*Chærocampa, которые, должно быть, были приобретены в позднем возрасте, были перенесены обратно на более молодые онтогенетические стадии в ходе филетического развития в виде глазных пятен, уже доведенных до совершенства и не обнаруживающих своего рудиментарного начала в виде углублений на подпороговой линии, этот феномен тогда не дал бы нам никакой информации о способе их образования.....

Всем, кто изучал историю развития какой-либо группы животных, хорошо известно, что ни один орган или признак, каким бы сложным он ни был, не появляется внезапно в онтогенезе; тогда как, с другой стороны, представляется несомненным, что новые или более развитые, но более простые признаки преобладают на последней стадии развития. Таким образом, мы приходим к следующей модификации предыдущего вывода: —Вновь приобретенные признаки в целом подвергаются обратному переносу, что означает, что они в определенной степени вытесняются с конечной онтогенетической стадии признаками, которые появляются позже.

Это, должно быть, чисто механический процесс, зависящий от того врожденного закона роста, действие которого мы можем наблюдать, не будучи в состоянии полностью объяснить. При определенных условиях действию этого закона может помешать естественный отбор. Так, например, если молодые гусеницы*Anceryx Pinastri* не приобрели характерных отметин взрослых особей, это, вероятно, потому, что они лучше защищены своим сходством с зелеными сосновыми иголками, чем были бы, если бы обладали рисунком более крупных гусениц на их последней стадии.

Обратный перенос вновь приобретенных признаков, возможно, также может быть ускорен, когда эти признаки выгодны для более молодых стадий; но этот перенос происходит совершенно независимо от каких-либо преимуществ, если признаки имеют индифферентную ценность, поскольку тогда он полностью обусловлен врожденными законами роста.

О том, что новые признаки действительно преобладают на последней стадии онтогенеза, также можно судить по отметинам гусениц. Из этого, конечно, не следует, что во всем животном царстве новые признаки могут появиться только на последней стадии онтогенеза. Геккель совершенно прав, утверждая, что способность организма к адаптации не ограничивается каким-либо определенным периодом. При определенных обстоятельствах превращения могут происходить в любой период развития; и именно насекомые, претерпевающие метаморфозы, доказывают это, поскольку их личинки настолько сильно отличаются от того, что они себе представляют, что более ранние стадии могут быть полностью замаскированы. Здесь только указано, что по отношению к развитию гусениц новые признаки впервые появляются у взрослой особи. Сложность отметин, которая так часто увеличивается с возрастом гусеницы, едва ли поддается какой-либо иной интерпретации, кроме той, что новые признаки всегда приобретались на последней стадии онтогенеза. В определенных случаях мы способны, хотя и с некоторой неуверенностью, уловить Природу в процессе добавления нового персонажа.

Я склонен рассматривать кроваво-красные или ржаво-красные пятна, которые появляются на последней стадии развития у трех видов *личинок*смеринтусов по соседству с косыми полосами, как показательный пример. Уже было показано, что эти красные пятна следует рассматривать как первые зачатки линейных окрашенных краев, которые достигают полного развития у рода

Sphinx. У некоторых экземпляров *Smerinthus Tiliae* пятна сливаются, образуя неровный цветной край косых полос. У *S. Populi* они встречаются у многих особей, но всегда остаются на стадии пятна; в то время как *S. Ocellatus* встречается редко, а *S. Quercus*, по-видимому, никогда не бывает пятнистым.

Пятна как у *S. Tiliae*, так и у *Populi*, конечно, проявляются не только на пятой (последней) стадии, но также и на четвертой, а иногда у *Populi* даже на третьей стадии, из чего мы могли бы сделать вывод, что новый персонаж впервые появился не на последней стадии. Но большинство пятнистых особей впервые приобретают свои пятна на пятой стадии и только меньшинство - на четвертой; так что их случайное более раннее появление должно быть приписано обратному переносу признака, приобретенного на пятой стадии. Более того, четвертая и пятая стадии гусениц близки по размеру, образу жизни и маркировке и, следовательно, аналогичны по отношению к окружающей среде, так что следует ожидать, что новые признаки, в зависимости от адаптации, будут быстро передаваться с пятой стадии на четвертую.128Таким образом, мы должны иметь случай ускорения естественным отбором процессов, определяемых врожденными причинами. Почему изменения должны преобладать на последней стадии - это вопрос, тесно связанный с вопросом о причинах появления личиночных отметин в целом, и поэтому может быть исследован позже. Но если мы здесь заранее предположим, что все новые признаки зависят от адаптации к условиям жизни и возникают в результате естественного отбора, то нетрудно будет сделать вывод, что такие новые признаки должны преобладать на последней стадии. Есть два условия, благоприятствующих этой точке зрения: размер насекомого и более длительная последняя стадия. Пока гусеница настолько мала, что полностью покрыта листом, ей требуется только хорошая адаптация по окраске, чтобы быть полностью скрытой; независимо от этого, также возможно, что многие из ее врагов не считают нужным нападать на этой стадии. Более того, последняя стадия длится значительно дольше, чем любая из четырех предыдущих; у*Deilephila Euphorbiae* эта стадия длится десять дней, в то время как остальные стадии длятся четыре дня; у *Sphinx Ligustri* последняя стадия также длится десять дней, а остальные - шесть.

Следовательно, на своей последней стадии гусеница в течение более длительного периода подвергается опасности быть обнаруженной своими врагами; и поскольку в то же время ее враги становятся более многочисленными, а увеличивающийся размер облегчает ее обнаружение, легко представить, что изменение условий жизни, такое, например, как переселение на новое пищевое растение, привело бы к адаптации *взрослой личинки* в качестве главного результата.

Далее я продолжу показывать, насколько верно сделанное здесь предположение о том, что все признаки зависят от естественного отбора.

III.
Биологическая ценность маркировки в целом.

Описав теперь развитие личиночных отметин, насколько это возможно, исходя из их внешних проявлений, и проследив на их основе закон, лежащий в основе развития, я могу перейти к основной проблеме — попытке обнаружить те более глубокие причины, которые привели к появлению маркировки в целом.

Те же самые два обстоятельства проявляются здесь как относящиеся к органической жизни в целом; либо удивительно сложные и, по-видимому, непостижимые признаки, которым мы даем название отметин, обязаны своим происхождением прямому и косвенному постепенному действию изменяющихся условий жизни, либо они возникают по причинам, полностью врожденным в самом организме,*т.е.* от филетической жизненной силы. Я уже указывал во Введении, почему отметины гусениц кажутся мне такими особенно благоприятными признаками для решения этого вопроса, или, точнее, почему эти признаки, превышающие любые другие, как мне кажется, делают такое решение более легким; поэтому повторение здесь излишне.

Все настоящее исследование не было запланировано, когда я присоединился к тем, кто с самого начала признавал всемогущество естественного отбора как символ веры или научную аксиому. Вопрос, который может быть решен только индуктивным методом, никоим образом не может рассматриваться как решенный, и дальнейшие доказательства не могут считаться ненужными, потому что первые доказательства говорят в пользу принципа. Признание таинственно действующей филетической силы кажется очень неудовлетворительным тем, кто стремится к знанию; существование этой силы, однако, не следует считать опровергнутым, потому что сотни признаков можно отнести к действию естественного отбора, а многие другие - к прямому действию условий жизни. Если рассматривать развитие органического мира как абсолютно зависящее от влияния окружающей среды, то мы не только должны иметь возможность здесь и там выбирать по своему усмотрению признаки, которые кажутся наиболее доступными для прояснения этого вопроса, но прежде всего становится необходимым попытаться полностью отнести*все* признаки, принадлежащие к какой-либо конкретной группе явлений, какой бы маленькой эта группа ни была, к известным преобразующим факторам. Затем мы должны были бы посмотреть, возможно ли это, или же остались бы остаточные явления, не объяснимые известными принципами и вынуждающие нас признать существование врожденной силы развития в организме. В любом случае от “филетической жизненной силы” можно избавиться только с помощью процесса элиминации — доказав, что все признаки, обычно встречающиеся в рассматриваемой группе явлений, должны быть приписаны другим причинам, и что, следовательно, для действия предполагаемой филетической жизненной силы не остается ничего, что таким образом было бы отрицательным, поскольку мы не можем сделать вывод о присутствии силы, если последняя вообще не оказывает никакого действия.

Здесь я попытаюсь провести подобное исследование группы явлений, проявляющихся в отметинах личинок, с особым упором на отметины*сфингид*. Альтернативы, по которым мы должны принять решение, следующие: — Являются ли отметины гусениц чисто морфологическими признаками, вызванными исключительно внутренними причинами? или это просто реакция организма на внешние воздействия?

Решение этих вопросов будет достигнуто путем соотнесения всех присутствующих маркировок с одним из известных преобразующих факторов, и успех или неудача этой попытки даст требуемое решение. Очевидно, что первый вопрос, на который следует обратить внимание, заключается в следующем: являются ли отметины в виде Сфинкса на самом деле, как это кажется на первый взгляд, чисто морфологическими признаками.Если удастся доказать, что все эти отметины изначально имели биологическую ценность, их следует отнести к действию естественного отбора.

Если бы я здесь сразу приступил к установлению биологической ценности личиночных отметин — и особенно отметин *сфингид*— чтобы прийти таким образом к выводу об их зависимости от естественного отбора, было бы невозможно избежать рассмотрения общей окраски гусениц, поскольку маркировка часто состоит только из локального усиления окраски и не может быть понята без достижения этого понимания. Действие отметин также часто оказывается противоположным действию окраски, что снова делает гусеницу заметной; так что эти два фактора обязательно должны рассматриваться вместе. Поэтому я начну исследование с цвета в целом, а затем перейду к рассмотрению маркировки.

IV.
Биологическая ценность цвета.

Об общей распространенности защитной окраски у гусениц уже так часто говорилось, что у меня нет намерения приводить здесь конкретные примеры. Однако, чтобы судить об эффекте маркировки, хорошо бы иметь в виду, что эти насекомые, будучи в целом беззащитными и, следовательно, нуждающимися в защите, приобрели самые разнообразные средства для того, чтобы в какой-то мере обезопасить себя от своих врагов.

Острые шипы, которые есть у гусениц многих бабочек (*Vanessa*, *Melitae*, *Argynnis*), и волоски на гусеницах многих мотыльков служат для защиты. Среди других средств защиты — хотя и в другом смысле — у всех видов большого семейства*Papilionidae* мы имеем ярко окрашенные (желтовато-красные) щупальца, испускающие запах, скрытые около головы и внезапно высовывающиеся для устрашения врагов; а также раздвоенный рог на хвосте гусениц рода моли *Harpyia*, щупальца которых могут внезапно высовываться подобным образом. Адаптивные цвета и формы в сочетании с определенными привычками129, однако, гораздо более распространены, чем защитное оружие. Так, гусеницы *ночных птиц*, принадлежащие к роду *Catocala*, и их союзники питаются только ночью зелеными листьями различных лесных деревьев; днем они отдыхают в щелях коры на стволе дерева, на которое они так совершенно похожи цветом своей особенной глянцевой тускло-серой или коричневатой кожи, усеянной небольшими бугорками, что только острый глаз может обнаружить их, даже если мы знакомы с их повадками.130

Поразительное сходство многих мотыльков с древесными щепками хорошо известно, и к этому добавляется привычка, которая помогает им маскироваться, а именно: оставаться напряженными и неподвижными при приближении опасности, подобно щепке, торчащей из

ветки.131 Среди мотыльков, подпадающих под эту категорию, можно упомянуть *Cucullia Verbasci*, и особенно бабочек рода *Xylina*, которые в состоянии покоя очень напоминают сломанную древесную щепку по цвету и у них есть отметины на передних крыльях, и при прикосновении они имеют привычку поджимать ноги и падать, не раскрывая крыльев, как мертвые.

О том, что простая адаптивная окраска широко распространена среди гусениц, свидетельствует большое количество зеленых видов.132Можно справедливо сказать, что все гусеницы, у которых нет других средств защиты, окрашены адаптивно. Эти факты теперь хорошо известны; так же как и объяснение разнообразной и поразительной окраски многих гусениц, данное Уоллесом.133 Однако есть новизна в доказательстве, содержащемся в предыдущих описаниях развития личинок, относительно способа, которым ди- и полиморфизм гусениц может быть объяснен на основе внешних явлений, которые они представляют, причем эти явления хорошо подходят для демонстрации огромной важности защитной окраски для личинок. Здесь мы представили двойную адаптацию, хотя и не совсем аналогичную той, которую я ранее допускал на гипотетических основаниях.134 Во-первых, из истории развития следует вывод, что все личинки сфинксов, которые во взрослом состоянии ди- или полиморфны, в молодом возрасте одноцветны. Таким образом, гусеницы *Chærocampa Elpenor* все остаются зелеными до четвертой стадии, когда они в основном становятся светло-или темно-коричневыми и лишь очень редко сохраняют свою зеленую окраску. *Chærocampa Porcelus* ведет себя точно таким же образом; как и *Птерогон-другой*, который обитает в тех же местах и встречается на том же пищевом растении, но не является очень близким родственником *Chærocampa*. У этого вида также (*P. ŒNotheræ*) коричневая форма встречается чаще, чем зеленая во взрослом состоянии, причем обе разновидности имеют сложную маркировку. Молодые личинки имеют только светло-зеленую окраску и чисто белую подкорковую линию в качестве единственной маркировки; они настолько хорошо приспособлены к листьям своих пищевых растений, *Epilobium Hirsutum* и *E. Rosmarinifolium*, что их можно обнаружить лишь с большим трудом. После третьей линьки они становятся коричневыми, и их легко увидеть, когда они покоятся на своем пищевом растении.

В настоящее время у всех известных гусениц коричневая окраска является адаптивной, иногда вызывая сходство с почвой, а у других - с опавшими листьями или ветками. Поэтому, как только гусеницы достигают значительных размеров, они остаются скрытыми днем.135 Истинность этого наблюдения не только вытекает из различных энтомологических заметок, но я часто сам убеждался в его точности. Я хорошо помню с самых ранних времен, что *C. Elpenor*, особенно когда личинка взрослая, всегда отдыхает днем среди мертвых ветвей и листьев своего пищевого растения, похожего на кустарник, *Epilobium Hirsutum*; и даже когда этот вид обитает на низкорослом *Epilobium Parviflorum*, днем он прячется на земле, среди спутанных листьев и ветвей. Я заметил, что *Sphinx Convolvuli* имеет точно такую же привычку, по этой причине его трудно добыть даже в тех местах, где он встречается очень часто.

В окрестностях Базеля я однажды обнаружил в полдень коричневую гусеницу *птерогона-иноземца* на изолированной мертвой ветке *Epilobium Rosmarinifolium*, и герр Риггенбах-Штехелин — коллекционер с большим опытом, который сопровождал меня, — сообщил мне, что эти гусеницы всегда остаются (днем) на увядших растениях, как только они становятся коричневыми, но до этого изменения их можно найти только на зеленых растениях.

Таким образом, не подлежит сомнению, что изменение цвета связано с изменением образа жизни, и возникает вопрос, какое изменение было первичным.

Если здесь придерживаются мнения, что более поздняя коричневая окраска является адаптивной, то вид должен был сначала приобрести привычку прятаться днем на земле и среди мертвой травы, прежде чем первоначальный зеленый цвет мог быть изменен на коричневый в результате естественного отбора. Это должно отражать фактические обстоятельства дела.

Почти родственные виды, которые в пожилом возрасте не являются диморфными, но все особи имеют темную окраску, специально рассчитаны на то, чтобы пролить некоторый свет на этот вопрос. Например, гусеница*Deilephila Vespertilio*, которая подпадает под это название, в молодом возрасте светло-зеленая и днем и ночью покоится на листьях растения, которым она питается. Как только она приобретает свой темный окрас — после третьей линьки, — она меняет свои привычки, днем прячась на земле и питаясь только ночью. По этой причине коллекционеры предпочитают искать его вечером или ночью с фонарем.

Наиболее поучительным, однако, является случай с *Deilephila Hippophaës*, у которой с возрастом не происходит изменения окраски, гусеница на протяжении всей своей жизни остается серовато-зеленой, что в точности соответствует цвету листьев ее пищевого растения, *Hippophae Rhamnoides*. Тем не менее, этот вид также обладает привычкой питаться только ночью, как только достигнет значительных размеров, днем прячась у корня своего пищевого растения. Коллекционеры прямо заявляют, что эту личинку вряд ли можно найти днем, и рекомендуют искать ее ночью с фонарем.

Из приведенных выше фактов и соображений можно справедливо заключить, что привычка прятаться днем, присущая этим и другим родственным гусеницам, была приобретена, когда они по цвету напоминали листья, и что адаптация к цвету почвы или опавшей листвы и засохших ветвей была вторичным следствием.

Но почему эти гусеницы приобрели такую привычку, если они кажутся совершенно защищенными благодаря своему сходству по цвету с зелеными листьями? Ответ на этот вопрос легко дать, если мы рассмотрим, у каких видов обычно встречается эта привычка.

Преобладает ли этот навык только у видов одного рода *Deilephila* и у всех видов этого рода? Это ни в коем случае не так, поскольку, с одной стороны, многие виды *Deilephila*, такие как *D. Euphorbiae*, *Galii*, *Nicæa* и *Dahlii*, не обладают этим свойством, а с другой стороны, оно встречается у видов других родов, таких как*Macroglossa Stellatarum*, *Sphinx Convolvuli* и *Acherontia Atropos*.

Следовательно, рассматриваемая привычка должна быть результатом определенных внешних условий жизни, общих для всех тех видов, которые отдыхают днем. Общий для всех них образ жизни заключается в том, что они живут не на деревьях с большими листьями или с густой листвой, а на низких растениях или мелколиственных кустарниках, таких как облепиха.136 Полагаю, я не ошибусь, когда объясню привычку взрослых личинок прятаться днем тем фактом, что зеленый цвет является защитным только до тех пор, пока они маленькие — или, точнее говоря, до тех пор, пока их размер не значительно превышает размер листа или веточки их пищевого растения. Когда они станут значительно крупнее, они должны стать заметными, несмотря на свою адаптивную окраску, так что тогда им будет выгодно прятаться днем и питаться только ночью. Эту привычку они приобрели и все еще соблюдают, даже когда не

произошло вторичного приспособления к цвету почвы и т. Д. Мы узнаем это от *D. Hippophaës*, который остается зеленым на протяжении всего своего личиночного существования; и не в меньшей степени от зеленых форм взрослых личинок *Sphinx Convolvuli*, *Chærocampa Elpenor* и *Porcelus*, которые прячутся днем таким же образом, как и их коричневые союзники.

Могут возразить, что существуют личинки сфинксов— примеры которых я сам приводил, которые живут на низких мелколистных растениях и которые, тем не менее, не прячутся днем. Так обстоит дело с молочаем*D. Euphorbiae*, столь распространенным во многих частях Германии. Однако эту гусеницу следует отнести к тем, которые из-за своей неприятности или по другим причинам, подлежащим последующему рассмотрению, отвергаются птицами и другими более крупными врагами и которым, как показал Уоллес, выгодно иметь как можно более яркую окраску. Я вернусь к этой теме позже, когда буду говорить о биологической ценности специальных маркировок.

С другой стороны, легко себе представить, что из условий жизни гусениц, обитающих на деревьях или кустарниках с густой листвой, привычка отдыхать днем и спускаться с дерева в поисках укрытия не была бы приобретена. Такие личинки достаточно защищены своей зеленой окраской среди больших и многочисленных листьев; и впоследствии у меня будет возможность показать, что их отметины усиливают это защитное сходство.

Следовательно, ди- или полиморфизм личинок *сфингид* зависит не от *одновременной* двойной адаптации, а от замены старой защитной окраски новой и лучшей, и, следовательно, от *последующей* двойной адаптации. Взрослые гусеницы *C. Elpenor* иногда бывают коричневыми, а иногда зелеными не потому, что одни особи приспособились к листьям, а другие - к почве, а потому, что унаследованный издревле зеленый цвет еще не был полностью заменен вновь приобретенной коричневой окраской, некоторые особи все еще сохраняют старую зеленую окраску.

Когда в другом месте,137 я ранее утверждал, “что вид может стать адаптированным тем или иным образом к данным условиям жизни, и что ни в коем случае нельзя допускать для каждого вида только одну наиболее адаптированную форму”, это утверждение теоретически верно в целом, но не в его применении к данному классу случаев. Сравнение друг с другом тех гусениц, которые отдыхают днем, отчетливо показывает, что все они обладают склонностью отказываться от зеленого цвета и приобретать тусклую окраску, но что этот процесс замены продвинулся дальше у одних видов, чем у других. Будет небезынтересно проследить за этой операцией в некоторых подробных случаях, поскольку таким образом мы можем получить представление о процессах, посредством которых возник полиморфизм, а также о связи между этим явлением и простой изменчивостью.

У *D. Hippophaës* этот процесс либо еще не начался, либо находится в первых зачатках. Если мы можем доверять утверждениям авторов, то вместе с обычной зеленой формой редко встречается серебристо-серая разновидность, которую можно рассматривать как начало процесса замены цвета. Среди тридцати пяти живых экземпляров этого редкого вида, которые мне удалось раздобыть, серая форма не встречалась, и я не нашел ее в коллекциях.

В *Macroglossa Stellatarum* мы видим процесс трансформации в полном действии. Большое количество особей (около тридцати пяти процентов) все еще зеленые; число особей с темной окраской достигает сорока шести процентов, и они, следовательно, преобладают; в то время

как между двумя крайностями находится около девятнадцати процентов. переходных форм, демонстрирующих все возможные оттенки от светло-зеленого до темно-черновато-коричневого или коричневато-фиолетового, и даже, у отдельных особей, чисто фиолетовый (см. Рис. 3-12, стр. III.). Относительно небольшое количество промежуточных форм, взятых в связи с тем фактом, что все 140 экземпляров, использованных в моем исследовании, были получены от одной самки, приводит к выводу, что эти формы обязанысвоим существованием скрещиванию. Было бы излишне пытаться доказать этот последний вывод применительно к вышеупомянутому случаю, в котором гусеница была покрыта коричневыми и зелеными прожилками (рис. 9, стр. III.).

Процесс трансформации, как уже упоминалось, продвигается таким образом, что промежуточные формы уменьшаются по сравнению с темными индивидуумами. Установлено, что так обстоит дело с *Sphinx Convolvuli* и почти в такой же степени с *Chærocampa Elpenor*, у обоих этих видов зеленые гусеницы самые редкие.138 Формы, действительно промежуточные по окраске между зеленым и коричневым, больше не встречаются, а, по-видимому, встречаются только различные оттенки светло- и темно-коричневого, переходящие в коричневато-черный.

Этот процесс снова продвинулся вперед у*Chærocampa Porcelus* и *Celerio*, а также у *PterogonnNotherae*. У всех этих видов встречается зеленая форма,139 но так редко, что очень немногие коллекционеры видели ее. Таким образом, коричневая форма в этих случаях почти стала преобладающим типом, а одиночные зеленые экземпляры, которые иногда встречаются, можно рассматривать как возврат к более древней филетической стадии.

Deilephila Livornica, по-видимому, достигла аналогичной стадии, но гусеница этого вида наблюдалась настолько несовершенно, что трудно определить, даже приблизительно, относительное соотношение коричневых и зеленых особей. Я видел только один из последних в коллекции доктора Штаудингера (Сравните рис. 62, стр. VII.).

У *Deilephila Vespertilio*, *Молочая*, *Георгин*, *Мавритании*, *Никеи* и *Галии*зеленая форма полностью исчезла. Черновато-оливково-зеленую окраску, проявляемую многими гусеницами двух последних видов, можно рассматривать как слабое сохранение светло-зеленого цвета, которым они обладали раньше и который они оба демонстрируют в настоящее время на своих молодых стадиях.

Начиная с появления отдельных более темных особей, мы переходим в первую очередь к большей изменчивости окраски, а от нее, путем большего уменьшения промежуточных форм, к полиморфизму; полное истребление этих форм заканчивается диморфизмом. Весь процесс трансформации был осуществлен таким образом: Поскольку новая окраска всегда преобладала над старой, последняя в конце концов была полностью вытеснена, и гусеницы, которые сначала были просто изменчивыми, стали полиморфными, а затем диморфными, наконец вернувшись к мономорфизму.

Таким образом, мы видим, что процесс трансформации все еще продолжается, и не может возникнуть никаких сомнений относительно его инициирующих причин. Когда признак может быть с уверенностью приписан адаптации, мы не можем объяснить его происхождение ничем иным, как действием естественного отбора. Если, как я полагаю, можно и было показано, не только то, что гусеницы в целом обладают адаптивной окраской, но и то, что эта окраска может

меняться в течение жизни одного и того же вида в соответствии с внешними условиями, мы, несомненно, должны получить очень высокое представление о силе, которую естественный отбор оказывает на эту группу живых форм.140

V.
Биологическая ценность специальных маркировок.

Теперь напрашиваются следующие вопросы: имеют ли отметины гусениц какую-либо биологическую ценность или они в какой-то мере являются лишь природным развлечением? Можно ли рассматривать их частично или полностью как результат естественного отбора, или это агентство не принимало участия в их производстве?

Проблема здесь проявляется более отчетливо, чем в любой другой группе живых форм, потому что она представляет альтернативу без третьей возможности. Другими словами, если невозможно показать, что личиночные отметины имеют отчетливое биологическое значение, для их объяснения остается только предположение о филетической силе, поскольку прямого воздействия окружающей среды недостаточно для объяснения такой регулярности развития на протяжении ряда форм. Объяснение половым отбором исключается*ab initio*, поскольку здесь мы имеем дело с личинками, а не с репродуктивными формами.141

Биологическую значимость маркировки — если она обладает такой значимостью — легче всего исследовать, изучив, имеют ли виды со схожими отметинами какие-либо общие условия жизни, которые позволили бы сделать какой-либо возможный вывод относительно значимости маркировки.

Среди *сфингид* мы находим четыре основные формы маркировки; (1) полное отсутствие какой-либо маркировки; (2) продольные полосы; либо простые подчелюстные, либо они вместе с дыхательной и спинной линиями; (3) косые полосы; (4) глазные пятна и кольцевые пятна, одиночные, парные или целыми рядами.

Теперь, если мы рассмотрим, у каких видов эти четыре вида маркировки встречаются чаще всего, не только в небольшой группе *Sphingidae*, а во всем отряде чешуекрылых, мы придем к следующим результатам:—

1. *Полное отсутствие маркировки*, столь обычное для личинок других насекомых, таких как жесткокрылые, редко встречается у чешуекрылых гусениц.

К этой категории принадлежат все виды *Sesiidae* (роды *Sesia*, *Trochilia*, *Sciapteron*, *Bembecia*и др.), личинки которых, без исключения, имеют беловатую или желтоватую окраску и обитают частично в древесине деревьев и кустарников, а частично в побегах травянистых растений. Подземные личинки, обитающие также на корнях растений, таких как*Hepialus Humuli* на корнях хмеля и *H. Lupulinus* на корнях *Triticum Repens*, не имеют ни окраски, ни маркировки. Они, как и предыдущие, желтовато-белые, очевидно, потому, что лишены воздействия света.142 Личинки некоторых мелких мотыльков, таких как *Tortrix Arbutana* и *Pomonana*, которые живут во фруктах, и

многих *Tineina*, также не имеют отметин и лишены яркой окраски, будучи обычно беловатыми. Многие из мелких гусениц, которые питаются снаружи, также — насколько позволяет мой опыт — не имеют четких отметин, поскольку они относятся к числу самых мелких, таких как зеленоватые листогрызущие виды *Nepticula*. Именно среди более крупных видов мы впервые встречаем продольные и косые полосы. Глазные пятна не встречаются ни у одной из этих личинок, что является обстоятельством величайшей важности для биологического значения этого признака, как будет показано ниже. Небольшой размер гусениц не может быть единственной причиной отсутствия таких глазных пятен, поскольку у молодых*гусениц смеринтуса* длиной в один сантиметр косые полосы красиво развиты, а личинки многих более мелких мотыльков значительно превышают этот размер. Следовательно, поверхность этих гусениц, *т.е.*, поле, на котором видны отметины, не является абсолютно слишком маленькой для развития такого признака.

Помимо личинок микрочелюстокрылых и тех видов, которые живут в темноте, у многих гусениц на молодых стадиях также наблюдается полное отсутствие маркировки. Таким образом, у всех *сфингид*, развитие которых мне удалось наблюдать, отметины отсутствуют сразу после выхода из яйца; у многих они появляются очень скоро, еще до первой линьки, а у других видов - после этого периода.

2. *Вторая категория отметин, продольные полосы*, очень широко распространены среди самых разнообразных семейств. Этот признак встречается у личинок бабочек,*сфингид*, *ночных*, микрочелюстокрылых и т. Д., Но во всех этих группах он отсутствует у многих видов. Этот последний факт противоречит мнению, что этот признак является чисто морфологическим, и приводит к предположению, что он может иметь биологическую ценность, поскольку служит сохранению особи и, следовательно, вида.

Я считаю, что такая маркировка полезна: полосы, идущие в продольном направлении вдоль верхней поверхности гусеницы, обычно делают ее менее заметной. Это, конечно, актуально не при всех обстоятельствах, поскольку существует много видов с очень яркой окраской, которые имеют продольные полосы. Рассмотрим, однако, случай адаптивной окраски, такой как зеленая гусеница, которую только по этой причине трудно увидеть, поскольку она соответствует цвету растения, на котором она живет. Если это маленькая гусеница, *т.е.*, если ее длина и толщина ненамного превышают длину и толщину частей ее пищевого растения, она едва ли может быть лучше скрыта — полосы вряд ли давали бы какое-то особое преимущество, если бы части растения не были также полосатыми. Но дело обстоит совсем иначе, если гусеница значительно крупнее частей растения (листьев, стеблей и т. Д.). Самая совершенная адаптивная окраска теперь не помешала бы ему заметно выделяться как более крупное тело среди окружающих частей растений. Следовательно, для такой гусеницы должно быть явно выгодно быть полосатой, поскольку эти отметины в определенной степени разделяют большое тело на несколько продольных частей — они больше не позволяют видеть его как единое целое и, таким образом, действуют более эффективно, чем простая ассимилятивная окраска, заставляя ее ускользать от обнаружения. Эта защита была бы более эффективной, если бы полосы по цвету и размеру напоминали части растения, такие, например, как линии света и тени, создаваемые стеблями или длинными листьями с острыми краями.

Если эта точка зрения верна, мы должны ожидать, что продольные полосы отсутствуют у самых маленьких гусениц и, в особенности, присутствуют у тех видов, которые живут на растениях с

аналогично расположенными частями тела,*т.е.*на растениях с многочисленными тонкими, тесно растущими стеблями и травянистыми листьями или на растениях с игловидными листьями.

Уже упоминалось, что самые мелкие виды лишены продольной полосчатости. У личинок микрочелюстокрылых нет таких отметин, даже когда они не живут в темноте, а питаются либо на поверхности, либо в поверхностных галереях листьев (*Nepticula*и др.), где они должны подвергаться воздействию почти такого же количества света, как при жизни на поверхности. Тот факт, что субдорсальная линия иногда появляется у очень молодых личинок сфинксов, объясняется, как уже было показано, постепенным обратным переносом адаптационных признаков, приобретенных на последней стадии развития.

Можно легко продемонстрировать, что гусеницы с продольными полосами в основном обитают на растениях, общий вид которых создает впечатление полосатого расположения. Нам остается только рассмотреть в связи с их образом жизни любую большую группу адаптивно окрашенных видов, отмеченных таким образом. Таким образом, среди бабочек почти у всех*сатиринок* личинки заметно полосатые — факт, который легко объясним, потому что все эти гусеницы питаются травой. Так обстоит дело с родами *Melanargia*, *Erebia*, *Satyrus*, *Pararge*, *Epinephele* и *Cænonympha*, ни один из видов которых, насколько известны личинки, не лишен продольных полос, и все они питаются травами. Интересно, что и здесь, как и у некоторых*сфингид*, некоторые виды бурые, *т.е.*приспособлены к почве, в то время как большинство зеленых, и, следовательно, приспособлены к живой траве. Точно так же, как и в случае с *сфингидами*, бурые виды прячутся днем на земле, в то время как некоторые из зеленых видов также приобрели эту привычку. Я уже показывал, как эта привычка возникает из-за увеличения размера растущей личинки, которая в противном случае стала бы слишком заметной, несмотря на адаптивную окраску и маркировку. Прекрасным подтверждением этой точки зрения является то обстоятельство, что только у самых крупных видов *Satyrus*, таких как *S. Proserpinus*, *Hermione*, *Phædrus*и др., есть коричневые гусеницы. Я бы не удивился, если бы более точное исследование этих видов, которые до сих пор наблюдались редко, выявило в некоторых случаях диморфизм, сходный с диморфизмом*сфингид*; и я полагаю, что могу рискнуть предсказать, что молодые стадии всех этих коричневых личинок — в настоящее время совершенно неизвестных — как и у последней названной группы, зеленые.

Помимо *сатирин*, большинство личинок *Pierinae* и *гесперид* обладают продольными полосами, которые обычно менее выражены, чем у представителей первого подсемейства. Некоторые из *Pierinae* питаются *крестоцветными*, у которых узкие листья и тонкие листочки и цветоносы представляют собой не что иное, как линейное расположение; другие виды этой группы, однако, питаются *бобовыми* (*латирус*, *лотос*, *коронилла*, *Vicia*), а некоторые - широколиственными кустарниками (*рамнус*). Этот последний факт может показаться противоречащим теории; но светлые боковые полосы, такие, например, как у *Gonepteryx Rhamni*, никогда не могут быть невыгодными и могут быть полезны даже на больших листьях, так что, если мы рассматриваем их как наследственный признак, у естественного отбора нет причин их устранять. В случае гусениц, живущих на вике, клевере и других *бобовых*, не следует забывать, что, хотя их пищевые растения не имеют продольного расположения частей, они всегда растут среди трав, виды, питающиеся такими растениями, всегда отдыхают между стеблями травы и очень часто на самой траве, так что у них не может быть лучшей защитной

маркировки, чем продольные полосы. Полосатость *личинок*гесперид, которые частично питаются травами, но в основном видами *бобовых*, можно объяснить аналогичным образом.

В мои намерения не входит таким образом рассматривать все группы чешуекрылых. Приведенных примеров вполне достаточно, чтобы доказать, что продольные полосы встречаются везде, где мы должны были бы ожидать их обнаружить, и что они действительно обладают тем биологическим значением, которое я им приписал. О том, что эти отметины иногда превращаются в адаптивную имитацию определенных особых частей растения, свидетельствуют личинки многих мотыльков, таких, например, как*чесия спартиата*, которая живет на ракитнике (*Spartium Scoparium*), продольные полосы которого обманчиво напоминают острые края стеблей этого растения.143

3. *Косая штриховка.* Могут ли быть полезны сиреневые и белые косые полосы на боках большой зеленой гусеницы, такие как у *Sphinx Ligustri*; или красно-белые, или белые, черные и красныеполосы у *Smerinthus Tiliae* и *Sphinx Drupiferarum* соответственно? Не являемся ли мы здесь лишь одним из тех случаев, которые ясно доказывают, что такой признак является чисто морфологическим и бесполезен для сохранения индивида? Разве природа иногда не играет бесцельными формами и красками; или, как это часто поэтически выражалось, разве она здесь не дает волю богатству своей фантазии?

На первый взгляд кажется, что это действительно так. Мы могли бы почти усомниться в адаптивном значении зеленого основного цвета, обнаружив, что к нему добавлены цветные полосы и, таким образом, — как можно было бы предположить — устраняется благотворное действие этого основного цвета, делая насекомое поразительно заметным. Но такая точка зрения была бы решительно неверной, поскольку косые полосы имеют такое же значение, как и продольные. Первые служат для того, чтобы затруднить обнаружение гусеницы, делая ее, насколько это возможно, похожей на лист; они являются имитацией жилок листа.

Никто из тех, кто привык искать гусениц, не усомнится в том, что в случаях, когда косые полосы просто белые или зеленовато-белые, чрезвычайно трудно разглядеть насекомое на его пищевом растении, *например, S. Ocellatus* на *Salix*; не только потому, что оно имеет цвет листьев, но и не в меньшей степени потому, что его крупное тело не имеет сплошной зеленой поверхности, которая сильно контрастировала бы с листьями и, таким образом, привлекала внимание. В случае с названным видом окрашенная область тела разделена косыми параллельными полосами точно так же, как на листе ивы. В таких примерах, конечно, мы не представили нам никакой специальной имитации листа со всеми его деталями — совершенного сходства насекомого с листом нет, а есть только расположение линий и промежутков, которое не сильно отличается от разделения листа ребрами.

О том, что эта точка зрения верна, свидетельствует появление этой формы маркировки. В целом он редок, встречаясь, кроме того, у многих *сфингид*, в единичных случаях в различных семействах, но всегда ограничивается теми личинками, которые живут на ребристых листьях, и никогда не встречается у видов, которые питаются травами или деревьями с игловидными листьями. Это уже было показано в отношении *Sphingidae*, у которых косые полосы полностью развиты только в подсемействах *Smerinthinæ* и *Sphinginæ*. Все виды *смеринтуса* обитают на деревьях, таких как ивы, тополя, липы, дубы и т.д., и все они имеют косые полосы. Род *Ancerух* также принадлежит к *сфингинам*, и эти гусеницы, насколько известно, обитают на деревьях с игольчатыми листьями. Бабочки этого последнего рода очень близки к видам *сфинксов*не

только по форме и окраске, но и по многим деталям маркировки. Личинки, однако, разные, это различие полностью проистекает из их адаптации к игловидным листьям, в то время как гусеницы*сфинкса* приспособлены к обычной листве. Виды *Ancerух*, как уже было показано, коричневые с примесью зеленого и никогда не имеют даже следа косых полос, но имеют решетчатую маркировку, состоящую из множества прерывистых линий, которая очень эффективно маскирует их среди хвои и коричневой коры *хвойных деревьев*.

Из *сфингинов,* обитающих на растениях с обычной листвой, ни один вид не лишен косых полос. Я знаком с десятью видами гусениц и соответствующими им пищевыми растениями, а именно. *Сфинкс Каролинский*, *Извилины*, *Квинквемакулата*, *Прини*, *Друпиферарум*, *Лигустри*; *Макрозила рустика* и *Поясная*; *Долба Хилеус* и *Ахеронтия Атропос*.

Кроме того, у *сфингинов* косые полосы встречаются у личинок некоторых бабочек, а именно. *Ирис Апатура*, *Илья* и *Клития*, все они обитают на лесных деревьях (осине и ивах) и благодаря своему зеленому цвету превосходно адаптируются к листьям. В дополнение к этому я знаком с личинками некоторых мотыльков, а именно. из*Aglia Tau* и *Endromis Versicolora*, которые также обитают на лесных деревьях.

Косые полосы также иногда встречаются у более мелких гусениц*Ночных*, *геометрических* и даже у гусениц некоторых *пиралей*, у всех которых они короче и расположены по-разному. В этих случаях также справедлива моя теория адаптации, но это завело бы нас слишком далеко, если бы я попытался более подробно вникнуть в них. Здесь я упомяну только об экстраординарной адаптации, продемонстрированной гусеницей*Eriopus Pteridis*. Этот маленький ночной жук обитает на *Pteris Aquilina*; он обладает тем же зеленым цветом, что и этот папоротник, и имеет двойные косые белые полосы, пересекающиеся под острым углом на каждом сегменте, они так близко напоминают линии *сори* на листьях папоротника, что насекомое очень трудно разглядеть.

После всех этих иллюстраций больше не может оставаться сомнений в том, что косые полосы у *сфингид* являются адаптивными. Но как объяснить цветные края, окаймляющие эти полосы у стольких видов?

Я должен признаться, что я долго сомневался в возможности приписать какую-либо биологическую ценность этому характеру, который казался мне только бросающимся в глаза, а не защитным. На самом деле могут иметь место случаи, когда ярко окрашенные края косых полос делают гусеницу заметной - точно так же, как любая маркировка может создавать заметный внешний вид, создавая разительный контраст цвета. Однако я не знаком ни с одним подобным экземпляром. Как правило, у всех хорошо адаптированных гусениц, учитывая их окраску в целом, это определенно не так. Цветные края, напротив, усиливают обманчивый внешний вид, представляя косые тени, отбрасываемые ребрами на нижней стороне листа; все эти гусеницы отдыхают под листьями, и никогда на верхней поверхности.

Это объяснение, возможно, на первый взгляд может показаться притянутым за уши, но если провести эксперимент по наблюдению за гусеницей*Sphinx Ligustri* на своем пищевом растении, не непосредственно перед глазами в комнате, а на расстоянии, как в естественных условиях, то будет обнаружено, что фиолетовые края не выделяются ярко, а имеют цвет, очень похожий на цвет теней, играющих на листьях. Окрашенные края, по сути, более эффективно разделяют большую зеленую поверхность тела гусеницы, чем одни только белесые полосы. Конечно, если

бы насекомое поместили на голую ветку на солнце, его было бы легко увидеть на расстоянии; однако личинка никогда не отдыхает в таком положении, но всегда в глубокой тени листьев, и в этом случае окрашенные края производят свой особый эффект. Могут возразить, что косые белые полосы, расположенные просто на темно-зеленом фоне, произвели бы тот же эффект, и что поэтому в моем объяснении яркая окраска этих краев все еще остается неучтенной. Я, конечно, не могу сказать, почему у *Sphinx Ligustri* эти края сиреневые, а у *S. Drupiferarum*, *S. Prini* и *Dolba Hylæus* красные, как и почему они черно-зеленые у *Macrosila Rustica* и синие у *Acherontia Atropos*. Если бы мы точно знали, какими растениями первоначально питались эти гусеницы, мы, возможно, позволили бы себе сравнить художественным взглядом тени, играющие на их листьях, видя в одном случае больше красного, а в другом - синего или фиолетового. Цветные полосы*сфингид* следует рассматривать как отдельные штрихи великого мастера на лице человеческого портрета. При ближайшем рассмотрении мы видим красные, синие или даже зеленые пятна и штрихи; но все эти цвета, заметные вблизи, исчезают при отдалении, и тогда возникает общий цветовой эффект, который невозможно точно описать словами.

Вполне в соответствии с этим объяснением мы видим гусениц с наиболее яркими цветными полосами, которые днем прячутся в земле и добираются до своих пищевых растений только в вечерних сумерках или на утренней заре и даже ночью; *m.e.* При таком слабом освещении, что слабые цвета вряд ли произвели бы какой-либо эффект. Например, ярко-синий цвет *Acherontia Atropos*создавал бы впечатление косых теней без какого-либо отличительного цвета.

Именно так обстоит дело с этой последней гусеницей, которая, как мне ранее казалось, представляет непреодолимые трудности для объяснения цветных полос приспособлением, и я полагал, что это насекомое следует отнести к тем видам, которые ярко окрашены, потому что они неприятны и их избегают птицы. Но хотя у нас нет экспериментов на этот счет, я должен отвергнуть эту точку зрения. К сожалению, мы почти ничего не знаем об онтогенезе этой гусеницы; но мы знаем, по крайней мере, что молодые личинки (четвертая стадия) более зеленые, чем более чисто желтые личинки пятой стадии (которые, однако, также часто зеленые), и мы знаем также, что некоторые взрослые особи темно-коричневато-серые, без каких-либо ярких расцветок. Исходя из аналогии с диморфизмом видов *Chærocampa* и *сфинкса*, полностью рассмотренных ранее, следует, следовательно, заключить, что и в этом случае начался новый процесс адаптации — гусеница приспосабливается к почве, в которой она прячется днем.144 Насекомое, которое приобретает несомненную защитную окраску, не может, однако, быть отнесено к тем, которые обладают иммунитетом от враждебных нападений.

То, что окрашенные края правильно объясняются как имитация косых теней от ребер листа, может быть доказано и с другой точки зрения. Давайте предположим, ради аргументации, что эти цветные полосы не являются адаптивными и что они были произведены не естественным отбором, а гипотетической филетической силой. Тогда мы должны были бы ожидать, что они появятся в какой-то период филетического развития — возможно, сначала только у отдельных особей, затем у нескольких и, наконец, у всех; но мы, конечно, не могли ожидать, что сначала по соседству с косыми белыми полосами возникнут одиночные пятна неправильной окраски - что эти пятна затем будут размножаться и, сливаясь вместе, прилипнут к белым полосам, образуя неправильный пятнообразный край, который в конце концов превратится в прямую, равномерно широкую полосу. Филетическое развитие окрашенных краев происходит, однако, таким образом, что виды *Smerinthus*, как уже было установлено, демонстрируют это с особой

отчетливостью. У *S. Tiliae* можно проследить ход развития до образования несколько неправильной красной каймы. У вида *Сфинкс* эта граница стала полностью линейной. Очень возможно, что онтогенез *S. Ligustri* или *Drupiferarum* раскрыл бы весь процесс, хотя также возможно, что из-за сокращения развития большая часть филогении уже утрачена.

Теперь я перешел к рассмотрению последнего вида маркировки, встречающегося у *сфингид*, а именно:—

4. *Пятнавокругглаз и кольца*.—Эти отметины, помимо у *сфингид*, встречаются лишь у очень немногих гусениц, таких как некоторые тропические *Papilionidae* и *ночные*. Однако я ничего не знаю об условиях жизни и привычках этих видов, а без таких знаний невозможно прийти к полному объяснению.

Следуя Дарвину, я рассматриваю глазное пятно как “пятно внутри кольца другого цвета, подобное зрачку внутри радужной оболочки”, но к этому центральному пятну могут быть добавлены ”концентрические зоны". В *Chærocampa* larvæ и в *Pterogon Œnotheræ*, в котором была полностью глазки произойти, всегда есть три зоны—центральную точку, ученик, или, как я назвал его, “ядром”; затем свет зоне “зеркал”, и, окружив этот раз темной зоне (как правило черный), “земля-площадь”.

В качестве кольцевых пятен я буду рассматривать те глазки, которые лишены ядра (зрачка) и поэтому, строго говоря, не являются обманчивой имитацией глаза, а представляют собой заметное светлое пятно, окруженное темной зоной.

Однако между этими двумя видами отметин нет резкой границы, и морфологически их едва ли можно разделить. У видов с кольцевыми пятнами иногда есть ядра, а у глазчатых личинок в некоторых случаях вместо темного зрачка имеется только бледное пятно. Я рассматриваю здесь эти два вида отдельно, потому что так получилось, что они появляются в двух различных родах, в каждом из которых они имеют свою особую историю развития. Кольцевые пятна возникают в ином положении и иным способом, чем глазные пятна; но по этой причине не следует предполагать без дальнейшего исследования, что они вызваны к существованию теми же причинами; скорее, их следует исследовать отдельно от их происхождения.

Глазными пятнами обладают роды *Chærocampa* и *Pterogon*; кольцевыми пятнами - род *Deilephila*. В соответствии с данными, представленными в приведенных выше историях развития, происхождение этих отметин у двух родов может быть представлено следующим образом:-

У названных родов глазные пятна и кольцевые пятна образуются в результате трансформации отдельных участков субдорсальной линии.

У *херокампы* первичные глазки возникают на четвертом и пятом сегментах в результате отделения изогнутой части подчелюстной кости, этот фрагмент становится “зеркалом” и приобретает темную окружающую зону (“площадь основания”). Впоследствии добавляется ядро (зрачок).

У *Deilephila* мы узнаем из развития *D. Hippophaës*, что первичное кольцо возникает на сегменте, несущем хвостовой рог (одиннадцатом), путем отложения красного пятна на белой подпороговой линии, которое несколько увеличено в этой области. Впоследствии происходит

формирование темного “основного участка”, и при этом происходит сначала частичное, а затем и полное отделение зеркального пятна от подпороговой линии.

У обоих родов пятна возникают сначала локально на одном или двух сегментах, откуда они переносятся на другие как второстепенный признак. У *Херокампы* этот перенос происходит в основном назад, у *Дейлефилы* неизменно вперед.

Теперь мы должны выяснить, имеют ли вообще какое-либо значение полные глазные пятна — такие, как у*личинок*Chærocampa — и имеют ли они биологическое значение. С самого начала ясно, что эти пятна не относятся к тому классу отметин, которые затрудняют обнаружение их обладателей; они оказывают скорее противоположный эффект.

Таким образом, мы могли бы быть склонны отнести глазчатых гусениц к тем “ярко окрашенным” видам, которые, подобно *Heliconinae* и *Danainae* среди бабочек, обладают отвратительным вкусом и которые в определенной степени несут сигнал о своей неприятности в своей яркой окраске. Но даже если бы я не обнаружил экспериментальным путем, что наши местные *личинки*Chærocampa ,,съедены птицами и ящерицами, и что они, следовательно, не являются неприятными для этих насекомых-преследователей, из того обстоятельства, что все эти гусеницы защитной окраски, можно было бы сделать вывод, что они не принадлежат к этой категории. Было обнаружено, что все адаптивно окрашенные гусеницы употребляются в пищу, и один и тот же вид не может быть одновременно незаметно (адаптивно) и заметно окрашен; одно условие исключает другое.

Каким еще значением могут обладать глазные пятна, кроме того, что они делают насекомых заметными? Если бы мы имели дело с половозрелыми формами, мы должны были бы в первую очередь подумать о действии полового отбора и рассматривать эти пятна как объекты вкуса, подобные глазкам на перьях павлина и фазана-аргуса. Но здесь мы имеем дело с личинками, и, таким образом, половой отбор исключен.

Следовательно, глазные пятна должны обладать каким-то другим значением, иначе они вообще не имеют значения для жизни насекомого и являются чисто “морфологическими признаками”; в этом случае, если предположить, что это можно доказать, они были бы обязаны своим существованием исключительно силам, врожденным в самом организме, — точка зрения, которая очень близко подходит к признанию филетической жизненной силы.

Однако я придерживаюсь мнения, что пятна на глазах, безусловно, обладают биологической ценностью как средство устрашения - они принадлежат к тому многочисленному классу признаков, которые встречаются у самых разнообразных групп животных и которые служат для того, чтобы их обладатели выглядели как можно более устрашающими.

Известно, что гусеницы *Sphingidae* при нападении ведут себя по-разному. Некоторые виды, такие, например, как *Sphinx Ligustri* и *Smerinthus Ocellatus*, при приближении опасности принимают так называемую позу Сфинкса; если их действительно схватить, они бешено мечутся направо и налево, таким образом не только пытаясь освободиться, но и устрашить своего преследователя. Эта привычка часто удается мужчинам, и особенно женщинам и детям; возможно, в этих случаях легче, чем их опытным врагам - птицам.

Глазчатые *Chærocampa* ведут себя по-другому. Они остаются спокойными, когда на них нападают, и не принимают позы Сфинкса, а только втягивают голову и три маленьких передних

сегмента в большой четвертый сегмент, который при этом сильно раздувается и поэтому неопытные люди принимают его за голову насекомого.145Теперь большие глазные пятна расположены на четвертом сегменте, и не требуется большого воображения, чтобы увидеть в такой гусенице пугающего монстра с горящими глазами, особенно если учесть, какого размера она должна казаться врагу, такому как ящерица или маленькая птичка. На рис. 28 изображена личинка *C. Porcelus* в защитной позе, хотя и несовершенно, поскольку передние сегменты могут быть еще более отведены.

Однако эти факты и соображения не являются научной демонстрацией, и поэтому я провел серию экспериментов, чтобы определить, действительно ли эти гусеницы пугали мелких птиц. Первый эксперимент оказался малоудовлетворительным. Сойка, которая была одомашнена в течение многих лет, которой я бросил гусеницу*Chærocampa Elpenor*, не дала насекомому времени на маневры, а сразу убила его сильным ударом клюва. Эта птица была ручной в течение многих лет и имела привычку клевать все, что ей бросали. Возможно, дикая сойка (*Garrulus Glandarius*) отнеслась бы к насекомому иначе, но вряд ли такая крупная и смелая птица питала бы большое уважение к нашим родным гусеницам. Теперь я обратился к диким птицам. Крупную коричневую*личинку эльпенора* поместили в кормушку открытого птичника, из которого были удалены птицы. Вскоре с соседних деревьев слетела стайка воробьев и зябликов (*Fringilla Domestica* и *гребешков*) и опустилась возле кормушки, чтобы, как обычно, подобрать оставшуюся еду. Вскоре одна птица подлетела к краю кормушки и как раз собиралась запрыгнуть в нее, когда заметила гусеницу и замерла, мотая головой из стороны в сторону, но не решаясь залезть внутрь. Вскоре прилетела еще одна птица и вела себя точно так же; затем третья, и четвертая; другие устроились на насесте над кормушкой, и, наконец, вокруг расселась стая из десяти или двенадцати человек. Все они вытянули головы и заглянули в корыто, но никто в него не влетел.

Теперь я провел обратный эксперимент, удалив гусеницу и позволив птицам снова собраться вместе, после чего они проворно запрыгнули в кормушку.

Я часто повторял этот эксперимент, и всегда с одним и тем же результатом. Однажды стало ясно, что птицы действительно испытывали страх, а не простое любопытство по отношению к гусенице. Последний находился снаружи кормушки среди разбросанных зерен пищи, так что с одной стороны он был скрыт кормушкой. Сверху наискось слетел воробей, так что сначала он не мог разглядеть гусеницу, рядом с которой приземлился. Однако в тот момент, когда он увидел насекомое, оно с явным испугом повернулось и улетело.

Конечно, эти эксперименты не доказывают, что более крупные насекомоядные птицы также боятся этих гусениц. Хотя мне не удалось поэкспериментировать с такими птицами, я определенно могу доказать, что даже домашние птицы испытывают сильную неприязнь к этим насекомым. Я часто помещал большую*личинку*эльпенора на птичий двор, где ее вскоре обнаруживали, и птица поспешно бежала к ней, но отдергивала голову как раз в тот момент, когда собиралась ударить клювом, как только видела гусеницу поближе. Птица теперь нерешительно бегала вокруг личинки по кругу — насекомое тем временем принимало свою устрашающую позу — и, вытянув голову, предпринимало десять или двадцать попыток нанести удар клювом, каждый раз отступая назад. Все петухи и куры вели себя подобным образом, и часто проходило пять или десять минут, прежде чем какая-нибудь особенно смелая птица

клевала первую, за которой вскоре следовали вторая и третья, пока гусеница, казавшаяся аппетитной, наконец не проглатывалась.

Эти эксперименты всегда проводились в присутствии нескольких человек, чтобы оградить меня от слишком субъективной интерпретации явлений; но все они неизменно считали поведение птиц таким, каким я его здесь изобразил.146

Если допустить, что глазки гусениц, таким образом, являются средством возбуждения страха, трудность их появления у видов с защитно окрашенной окраской сразу же исчезает. Они не уменьшают преимущества адаптивной окраски, потому что не делают гусениц заметными или, по крайней мере, не делают их более заметными на расстоянии, за исключением тех случаев, когда насекомые принимают тревожное положение. Но эти отметины полезны, когда, несмотря на защитную окраску, личинка подвергается нападению врага. Соответственно, глазные пятна служат гусенице вторым средством защиты, к которому прибегают, когда защитная окраска не помогает.

Под этим не следует понимать, что глазки *личинок*Chærocampa - Chærocampa - неизменно обладают только этим и никаким другим значением для жизни насекомого. Любой рисунок может быть задуман таким образом, чтобы сделать его обладателя в высшей степени заметным благодаря сильно контрастирующей и яркой окраске, так что можно было бы ожидать, что идеальные глазные пятна у определенных невкусных видов утратят свое первоначальное значение и вместо того, чтобы служить устрашением, станут просто сигналами неприятности. Возможно, так обстоит дело с *Chærocampa Tersa* (рис. 35), многочисленные глазные пятна которого делают насекомое легко заметным. Однако, не экспериментируя с этим вопросом, нельзя прийти к определенному выводу, и в равной степени возможно, что в этом случае пестрые глазки с ярко-красными зародышами напоминают соцветия пищевого растения (*Spermacoce Hyssopifolia*).147Я упоминаю здесь об этой возможности только для того, чтобы показать, как унаследованная форма маркировки, даже столь четко определенная и сложная, как в данном случае, может при определенных обстоятельствах быть повернута естественным отбором в совершенно ином направлении в интересах ее обладателя. Точно так же один и тот же орган, такой, например, как конечность ракообразного, может в ходе филетического развития выполнять совершенно различные функции— сначала служить для передвижения, затем для дыхания, затем для размножения или яйцекладки и, наконец, для добывания пищи.

Теперь я перехожу к рассмотрению биологической ценности неполных глазных пятен, или, как я их назвал, кольцевых пятен. Являются ли это также средствами устрашения или это всего лишь сигналы отвращения?

Я должен с самого начала признать, что по этому поводу я могу предложить лишь очень неопределенное объяснение. К такому решению можно прийти только в результате экспериментов, проведенных с каждым отдельным видом, по поводу которого человек желает вынести суждение. Здесь неправомерно делать аналогичные выводы и применять один случай ко всем, поскольку не только возможно, но и весьма вероятно, что биологическое значение кольцевых пятен меняется у разных видов. Ничто, кроме большой серии экспериментов, не могло полностью установить это. К сожалению, до сих пор мне не удалось получить материалы для этой цели. Я бы отложил публикацию этого эссе на год, если бы мог с уверенностью предвидеть, что такие материалы поступят в достаточном количестве следующим летом; но, к сожалению, это во многом зависит от случая, и я полагал, что предварительный вывод был бы

предпочтительнее неопределенности. Возможно, какой-нибудь энтомолог, для которого материалы более легкодоступны, сможет, продолжая эти эксперименты, достичь этой цели.

Экспериментов, проведенных до сих пор другими наблюдателями, недостаточно для решения рассматриваемого вопроса. Вейр,148 как хорошо известно, показал, что насекомоядные птицы отказываются от определенных ярко окрашенных и бросающихся в глаза личинок; а Батлер149 доказал то же самое для ящериц и лягушек. К сожалению, эти эксперименты описаны так кратко, что ни в коем случае не назван вид, с которым проводились эксперименты, так что мы не знаем, были ли среди них гусеницы сфинкса.150 Я также экспериментировал в этом направлении с ящерицами, чтобы убедиться в истинности утверждения, что (1) есть гусеницы, которых не едят из-за их вкуса, и (2) что такие личинки обладают яркой окраской. Я получил положительные и, в целом, очень решительные результаты. Так, обычные гусеницы с оранжевыми и синими полосами *Bombyx Neustria* пользовались полным иммунитетом от нападений ящериц, в то время как гусеницы почти родственных *Eriogaster Lanestris* и *L. Pini* были съедены, хотя и без особого удовольствия. О том, что волосатость не является причиной того, что они невкусны, свидетельствует тот факт, что *L. Pini* гораздо более волосатая, чем *B. Neustria*. Очень заметная желто-черная кольчатая гусеница *Euchelia Jacobae* также дала наиболее убедительные результаты. Я часто помещал это насекомое в клетку с *лацертой Виридис*, но они их даже не замечали, и я часто видел, как гусеницы ползали по телу или даже по голове ящериц, не подвергаясь укусам. В каждом случае личинки оставались с ящерицами на несколько дней, и никто ни разу не хватился ни одной. Рептилии вели себя точно таким же образом по отношению к моли из*E. Jacobae*, ни к одной из которых они никогда не прикасались. Также избегали желтых и черных гусениц с продольными полосами *Pygæra Bucephala*, а также ярко окрашенных личинок крупной белокочанной капусты (*Pieris Brassicae*), которые при раздавливании издают неприятный запах. Это последнее свойство ясно показывает, почему ящерицы отвергают этот вид как неприятный. И гусеница, и бабочка обладают кровью ярко-желтого цвета и маслянистой консистенции, в которой, однако, я не смог обнаружить такого отчетливого запаха, какой издают*геликонины* и *данайны*.151

Затем я провел эксперимент, поместив перед ящерицей гусеницу, максимально похожую на гусеницу *E. Jacobae*. Половозрелые личинки *Bombyx Rubi* также обладают золотисто-желтыми (но более узкими) поперечными кольцами на темном фоне, и они гораздо более волосистые, чем у *E. Jacobae*. Ящерица сначала прикоснулась своим языком к этой гусенице, а затем вытащила ее, так что я полагал, что этого тоже удастся избежать; тем не менее впоследствии она была съедена. Гусеницы *Saturnia Carpini* были съедены подобным же образом, несмотря на их щетинистые волоски, и такие же остроконечные личинки (*Dicranura Vinula*), несмотря на их необычный внешний вид и раздвоенный хвостовой рог.152 Эти ящерицы ни в коем случае не были эпикурами, но употребляли в пищу большое количество дождевых червей, слизней и крупных гусениц, а когда-то были экземпляром крупного и сильно кусающегося ортоптерона, *Decticus Verucivorus*. Существа, обладавшие сильно отталкивающим запахом, однако, всегда отвергались, так было в случае с сильно пахнущим жуком,*Chrysomela Populi*, а также с вонючей многоножкой, *Iulus Terrestris*, в то время как инородный *Lithobius Forficatus* был с жадностью съеден. Я обращу особое внимание на эти последние факты, поскольку они подтверждают предположение, что причиной того, что выброшенные гусеницы имеют отвратительный запах, хотя, возможно, и не всегда воспринимаемый нами, является их невкусность.

Яркие цвета, конечно, являются всего лишь сигналами непривлекательности, и эксперимент с *бомбиксом Руби* показывает, что ящерицы с самого начала были предубеждены против таких личинок, и это предубеждение можно было преодолеть, только попробовав предложенный образец. Последующее наблюдение, которое я сделал после того, как пришел к этому выводу, является наиболее примечательным. После того, как ящерица на собственном опыте узнала, что гусеницы могут быть не только неприятными (*E. Jacobae*), но и вкусными, с черными и желтыми полосами (*B. Rubi*), она иногда пробовала *личинок* Jacobae, как бы для того, чтобы убедить себя, что насекомое на самом деле такое, каким кажется, а именно, невкусное!

Иногда можно встретить поразительный внешний вид в сочетании с очень ощутимым и проникающим запахом, например, у гусеницы обыкновенного ластоногого, *Papilio Machaon*. Я никогда не видел, чтобы ящерица делала хоть малейшую попытку напасть на этот вид. Однажды я поместил два крупных экземпляра этой гусеницы в виварий для ящериц, где они оставались в течение пяти дней и, наконец, невредимыми окуклились на стенке ящика.

Я записал эти эксперименты, хотя они пока не относятся к гусеницам-сфинксам, отметины на которых нас здесь интересуют в первую очередь, потому что мне показалосьнеобходимым установить с помощью моих собственных экспериментов, что у гусениц действительно наблюдались сигналы отвращения.

Теперь я перехожу к своему, к сожалению, очень скудному опыту работы с*личинками*дейлефилы, только с двумя видами которых мне удалось поэкспериментировать, а именно с *D. Galii* и *молочаями*.

Первый из них постоянно отвергался. Двух крупных гусениц, одну черной, а другую желтой разновидности, оставили на двенадцать часов в виварии для ящериц, не осматривая и не прикасаясь к ним. Таким образом, оказывается, что*D. Galii* является неприятным лакомством для ящериц; и повадки гусеницы вполне соответствуют этому, поскольку она не прячется, а днем полностью обнажается на стебле, так что ее едва ли можно не обнаружить. Это почти так же заметно , как *D. Euphorbiae*.

Однако я был очень удивлен, обнаружив, что этот последний вид не был отвергнут ящерицами. Поместив в виварий большую гусеницу длиной шесть-семь сантиметров, ящерица немедленно начала наблюдать за ней, и как только она начала ползать, схватила ее за голову и, сильно встряхнув, начала глотать. Несмотря на энергичное извивание, насекомое постепенно начало исчезать при повторных встряхиваниях; и менее чем через пять минут было полностью проглочено.153 Таким образом, что касается ящериц, то выступающие кольцевые пятна этой личинки не являются эффективным средством тревоги и не считаются признаком неприятного запаха.

К сожалению, до сих пор у меня не было возможности проводить какие-либо эксперименты с птицами. Было бы опрометчиво делать вывод на основании опыта с ящерицами, что кольцевые пятна не представляют биологической ценности. Едва ли существует какое-либо одно средство защиты, которое может обезопасить своего обладателя от *всех* его врагов. Яд самых ядовитых змей не защищает их от нападения птицы-секретаря (*Serpentarius Secretarius*) и змеиного орла (*Spilornis Cheela*); а гадюку, как хорошо известно, ежи пожирают без колебаний. Следовательно, следует признать, что многие виды, защищенные неприязнью, могут обладать определенными врагами, против которых это качество бессильно. Таким образом, нельзя

сказать, что ярко окрашенные гусеницы, которых не поедают птицы и ящерицы, также щадятся ихневмонами. Следовательно, легко представить, что личинка*D. Euphorbiae* не может быть неприятной для ящериц, потому что они проглатывают ее целиком; в то время как она, возможно, неприятна для птиц, потому что они должны раскусывать и рвать, чтобы проглотить ее.

Исходя из этих соображений, мне по-прежнему кажется наиболее вероятным, что *Молочайная молочайная* и почти родственные ей *D. Dahlii* и *мавританка* имеют заметные кольцевые пятна как признаки того, что они неприятны большинству своих врагов. Тот факт, что эти виды питаются ядовитыми *молочаями*, в сочетании с их привычкой открыто выставлять себя напоказ днем, чтобы их было легко увидеть на расстоянии, может, возможно, подтвердить эту точку зрения. Поскольку эти насекомые не имеют защитной окраски, эта привычка давно привела бы к их истреблению; однако вместо этого мы обнаруживаем, что во всех ситуациях, благоприятных для условий их жизни, они являются одними из самых распространенных *сфингид*.

Таким образом, *D. Euphorbiae* встречается в большом количестве как в Южной, так и в Северной Германии (Берлин); и доктор Штаудингер сообщает мне, что на Сардинии личинок *D. Dahlii* ему приносили полными корзинами.

Но если бросающиеся в глаза кольцевые пятна (в сочетании, конечно, с другими яркими цветами) могут рассматриваться как сигналы неприязни у многих видов *Deilephila*, это ни в коем случае не исключает возможности того, что у некоторых видов эти отметины играют другую роль и эффективны как средство сигнализации. Мне даже кажется возможным, что у одной и той же гусеницы они могут играть обе роли против разных врагов, и, безусловно, было бы интересно подтвердить или опровергнуть это предположение экспериментальным путем.

У светло-желтой разновидности гусеницы *D. Galii* кольцевые пятна могут служить сигналом тревоги, и еще больше у *D. Nicæa*, сходство которой со змеей поразило более ранних наблюдателей.154

У тех видов *Deilephila*, которые прячутся днем, кольцевые пятна не могут рассматриваться как сигналы неприятности, и поэтому они должны иметь какое-то другое значение. В качестве примеров этого класса можно упомянуть *D. Vespertilio*, который имеет защитную окраску как у молодых, так и у взрослых особей; а также *D. Hippophaës*, у которого эта привычка прятаться связана с адаптивной окраской. В случае с первым названным видом представляется возможным, что многочисленные крупные кольцевые пятна могут служить для предупреждения мелких врагов, но истинность этого предположения может быть проверена только экспериментальным путем. У*D. Hippophaës*, с другой стороны, такая интерпретация должна быть немедленно отвергнута, поскольку у большинства особей имеется лишь одно кольцевое пятно, которое не имеет никакого сходства с глазом.

Я долго и тщетно искал значение этого кольцевого пятна, открытие которого в данном конкретном случае имело бы величайшую ценность, потому что здесь перед нами, очевидно, начало всего развития кольцевых пятен - начальная стадия, с которой началось маркирование всех других видов *Deilephila*.

Я считаю, что теперь я нашел правильный ответ на эту загадку, но, к сожалению, в тот период года, когда я не могу доказать это экспериментально. Я считаю, что кольцевые пятна - это грубая имитация ягод пищевого растения. Последние оранжево-красные и точно такого же цвета, что и

пятна; соответствие цвета между пятнами и ягодами такое же близкое, как между листьями и общей окраской гусеницы. Я не знаю ни одного вида, который более точно напоминал бы цвет листьев своего пищевого растения, причем темная верхняя сторона и светлая нижняя сторона соответствуют цвету листьев и гусениц. Цвет *гиппопотамов* не обычный зеленый, а серо-зеленый, этот оттенок также встречается, хотя, конечно, и редко, у личинок. Я могу прямо заявить, что неоднократно показывал людям от шести до восьми крупных гусениц на одной ветке крушины, но они не могли сразу их обнаружить. Таким образом, это не простое предположение, а факт, что этот вид защищен своей общей окраской. Сначала появляются оранжево-красные пятна, скорее ослабляющие эту защиту — по крайней мере, когда насекомые попадают на молодые побеги, не приносящие ягод. Но поскольку в то же время, когда ягоды становятся красными (конец июля и начало августа), гусеницы находятся на последней стадии развития (*m.e.* Имеют красные пятна), представляется чрезвычайно вероятным, что эти пятна являются смутными изображениями ягод. По той же причине, по которой эти гусеницы приобрели привычку питаться только в сумерках и во время утренних сумерек или ночью, а днем прятаться, для них должно быть выгодно, чтобы поверхность их крупных тел была не только разделена белыми полосами, но и прерывалась еще одним способом. Как это могло быть сделано лучше, чем с помощью двух пятен, которые по цвету и расположению представляют собой скопление красных ягод на ветках? Во время кормления насекомое всегда опирается задними сегментами на ветку, только передние сегменты более или менее приподняты и удерживаются параллельно листьям; таким образом, красные пятна всегда появляются на стебле, где также расположены ягоды. Действительно, можно было бы почти предположить, что небольшой прогресс, достигнутый к настоящему времени в образовании вторичных кольцевых пятен на других сегментах, объясняется тем фактом, что такие ягодообразные пятна на других частях гусеницы были бы скорее вредны, чем полезны.

Однако можно спросить, каким образом имитация красных ягод, которые птицы едят так же часто, как и другие ягоды, может быть выгодна гусенице, поскольку таким образом она скорее привлечет внимание своих врагов?

На этот вопрос можно дать два ответа. Во-первых, ягод на каждом растении так много, что вероятность того, что более мелкие и менее заметные пятна на ягодах привлекут внимание птицы раньше, чем настоящие ягоды, очень мала; и, во-вторых, последние, хотя и начинают краснеть, когда гусеницы питаются, полностью созревают не раньше осени, когда опадают листья и желтовато-красные гроздья ягод можно увидеть на расстоянии. Гусеница, однако, окукливается задолго до этого времени.

Я рассмотрел это дело так подробно, потому что оно представляется мне особенно важным. Это единственный пример, который учит нас, что ряды кольцевых пятен у личинок *дейлефилы* происходят от одной первоначальной пары, — единственный пример, который позволяет проследить весь ход развития до его истоков. Если бы было возможно установить причины образования этих пятен, то стало бы ясно их первоначальное значение.

Теперь я кратко подведу итоги исследования биологической ценности кольцевых пятен *дейлефилы*.

У известных видов рода, существующих в настоящее время, эти пятна имеют разное значение.

У некоторых видов (определенно у *Galii*и, вероятно, у*Euphorbiae* и *Mauritanica*) заметные кольцевые пятна служат сигналами неприятности для определенных врагов (не для всех).

У второй группы видов они служат средством сигнализации, подобно глазным пятнам у личинок *Chærocampa* (*Nicæa*? легкая форма*Галии*?).

Наконец, в третьей группе, из которых я могу пока привести только *Гиппофаэсы*, они действуют как адаптивное подобие части растения и усиливают эффективность защитной окраски.

5. *Второстепенные обозначения.*—Если из приведенных выше соображений окажется, что три главных элемента отметин сфинкса - продольные и косые полосы и пятнистые образования — не являются чисто морфологическими признаками, а имеют весьма определенное значение по отношению к их обладателям, то не должно возникнуть никаких трудностей в том, чтобы отнести все отметины*сфингид* к действию естественного отбора, предположив, что эти три вида отметин были единственными, которые действительно имели место.

Однако у различных видов появляются другие паттерны, которые я обозначил термином “второстепенные отметины”, некоторые из которых я выберу, чтобы показать причины, позволяющие обозначить их таким образом.

Я отношу к этой категории, например, ту тонкую сеть темных продольных полос, которая часто простирается по всей верхней стороне гусеницы и которая называется “сеткой”. Этот признак обнаруживается главным образом у взрослых личинок*Chærocampa*, наиболее сильно выраженный у коричневых разновидностей: он встречается также у *Deilephila Vespertilio*, *Pterogon ŒNotheræ* и *Sphinx Convolvuli*. Насколько я знаю, это связано только с адаптивной окраской и действительно встречается только у тех гусениц, которые периодически отдыхают у основания своих пищевых растений среди опавших листьев и ветвей. Я не рассматриваю эту сетку как явную имитацию, а только как одно из различных средств разрушения большой однородной поверхности гусеницы, чтобы придать ей неровности и, таким образом, сделать ее менее заметной. Не может быть никаких сомнений относительно зависимости этого признака от естественного отбора.

Однако существует вторая группа маркировки, которая должна быть отнесена к другому происхождению. К этой группе, например, принадлежат те светлые точки у *Chærocampa Porcelus* и *Elpenor*, которые были названы “спинными пятнами”. Я не знаю другого объяснения этому, кроме того, что они являются необходимыми результатами других новых формаций и зависят от корреляции (Дарвин), или, как я могу это выразить, они являются результатом действия закона, управляющего организацией этих видов.

Пока мы ограничены простым предположением, что рассматриваемый признак может быть внешним выражением врожденного закона роста, допустимо попытаться показать, что совершенно аналогичное формирование у другого вида зависит от такого закона.

У многих темных особей *Sphinx Convolvuli* на сегментах с шести по одиннадцать видны беловатые точки, по одной из которых расположены на переднем крае каждого из этих сегментов, на высоте полностью исчезнувшей подгрудной линии (рис. 52). Эти пятна сильно различаются по размеру, светлоте и резкости очертаний. В настоящее время, возможно, трудно приписать этому признаку какое-либо биологическое значение, но его происхождение становится ясным при изучении светлых особей, у которых отчетливы косые белые полосы по

бокам и субдорсальная линия сохраняется по крайней мере на пяти или шести передних сегментах. Затем можно видеть, что пятна расположены в точках пересечения подгрудной и косой полос (рис. 16, рис. III), и, соответственно, их можно объяснить тенденцией к отложению светлого пигмента, которая в этих местах в два раза выше, чем в других частях двух систем светлых линий. Таким образом, светлые пятна образуются, когда линии, пересекающиеся в этих точках, частично или полностью исчезают на протяжении всего оставшегося пути.

Таким образом, маркировка в данном случае производится по чисто врожденному закону роста — путем наложения двух древних символов, ныне находящихся в зачаточном состоянии. Многие другие несущественные детали маркировки должны рассматриваться как произведенные аналогичным образом, хотя доказать это в отношении каждого мельчайшего пятна и полоски может оказаться невозможным. Большинство "второстепенных обозначений" зависят от сочетания унаследованных, но теперь бессмысленных символов с вновь приобретенными.

Было бы совершенно ошибочно приписывать естественному отбору только те признаки, которые, как можно продемонстрировать, все еще обладают биологической ценностью у вида, ими обладающего. Они могут быть в равной степени обусловлены наследственностью. Таким образом, вполне возможно, что слабые и незаметные кольцевые пятна у *Deilephila Vespertilio* в настоящее время не представляют ценности для жизни вида - они могут быть получены от предковой формы и не были устранены естественным отбором просто потому, что они безвредны. Я упоминаю об этом только как о гипотетическом случае.

В случае отметин второго класса, *m.e.* косых полос, может быть продемонстрирован переход к более поздним филетическим стадиям, хотя полосы при этом теряют свою первоначальную биологическую ценность. Таким образом, у *личинок*Chærocampa, когда они были зелеными на протяжении всей своей жизни и адаптировались к листьям, по-видимому, все они обладали светлыми косыми полосками, имитирующими ребристость листа. Все виды более древнего типа окраски и маркировки, такие как *Chærocampa Syriaca* (рис. 29) и *Darapsa ChœRilus* (рис. 34), а также светло-зеленые молодые формы *C. Elpenor* (рис. 20) и *Porcelus* (рис. 25 и 26), покажите эти косые полосы. У этих последних видов имитация листвы прекращается на более поздней стадии, и приобретается темно-коричневый или черновато-коричневый основной цвет. Тем не менее косые полосы не исчезают, а проявляются — особенно на четвертой стадии, а иногда и на пятой — в виде отчетливых грязно-желтых полос, хотя и не так резко очерченных, как на более ранних стадиях. Эти стойкие полосы, в соответствии с их небольшой биологической ценностью, очень изменчивы, поскольку они полезны только постольку, поскольку помогают разбивать большую поверхность, представленную гусеницей, и не представляют ценности как имитации окружающих объектов.

Косые полосы *Sphinx Convolvuli* представляют собой точно такой же случай; и можно с уверенностью предсказать, что молодые формы этого вида будут обладать резко очерченными светлыми косыми полосами, поскольку более или менее отчетливые остатки этих отметин встречаются у всех взрослых личинок, и особенно у зеленой формы. Весь рисунок этой гусеницы в основном зависит от сочетания признаков, сохранившихся с более раннего периода, *m.e.* остатков подгрудных и косых полос, причем оба эти признака чрезвычайно вариабельны. Черная сетка была добавлена к основному цвету как новое средство адаптации,

этот признак появляется только у филетически более молодой коричневой формы и полностью отсутствует или лишь слабо обозначен у более старой зеленой разновидности.

VI.
Возражения против филетической Жизненной силы.

В предыдущем разделе было показано, что три элемента, составляющие маркировку личинок сфинксов, изначально обладали особым значением в отношении жизни вида и что они были вызваны к существованию именно этим способом. Аналогичным образом было показано, что у большинства видов, обладающих этими признаками в настоящее время, они все еще находят определенное, хотя иногда и иное применение своим обладателям, так что с этой точки зрения не может быть никаких возражений против того, чтобы считать их возникшими в результате естественного отбора.

Однако при рассмотрении явления в целом встречаются определенные примеры, которые кажутся совершенно несовместимыми с этой точкой зрения.

Самое серьезное возражение выдвигает род *Deilephila*. Ряд кольцевых пятен, которые более или менее развиты почти у всех существующих видов, возник из простой подпороговой линии. Поэтому не было бы ничего удивительного, если бы был обнаружен вид, обладающий этой линией без каких-либо кольцевых пятен в качестве единственной маркировки. Если бы *D. Hippophaës* был помечен таким образом, не было бы возражений против теоретического предположения, что этот155 был предком другого вида. Тогда было бы сказано, что кольцевые пятна впервые развились у более поздних видов в результате естественного отбора и что они были переданы всем последующим и более молодым видам.

Некоторые особи *D. Hippophaës*, однако, обладают небольшими кольцевыми пятнами, некоторые из которых хорошо развиты на нескольких сегментах. Таким образом, у этого вида в процессе развития образуется ряд кольцевых пятен. Остальные виды, которые филетически намного моложе, чем *гиппофаэс*, не могли унаследовать свои кольцевые пятна от последнего, поскольку сам этот вид обладает ими лишь изредка и, так сказать, пробным образом. Таким образом, пятна, по-видимому, возникли у этого вида спонтанно и независимо от пятен у других видов. Но если бы это было так, то как мы могли бы доказать, что и у других видов кольцевые пятна не возникли независимо; и если, более того, большое количество видов проявляло один и тот же признак, не относясь к наследованию от общего предка, то как это можно было бы объяснить иначе, чем результатом силы, врожденной этим видам и вызывающей сходные вариации? Но это не что иное, как “фиксированное направление изменения” Аскенази —*то есть*филетическая жизненная сила.

Единственным выходом из этой трудности, возможно, является доказательство того, что *у D. Hippophaës* раньше были кольцевые пятна, и что впоследствии они были частично или полностью утрачены, так что их случайное появление у этого вида, следовательно, зависело бы от реверсии. Онтогенез, однако, учит нас, что это не так, поскольку молодая гусеница не

обладает большим количеством более отчетливых кольцевых пятен, но хочет иметь их вообще, за исключением красного пятна на одиннадцатом сегменте, которое, однако, намного бледнее, чем на последней стадии.

Этот последний упомянутый факт содержит в себе решение проблемы. Все предпосылки, из которых исходило это рассуждение, были неверны — единственное красное пятно на одиннадцатом сегменте также является кольцевым пятном, и действительно, самым важным из всех, поскольку оно первично или возникло первым. Итак, все особи без исключения обладают этим первым кольцевым пятном, которое является полезным и, следовательно, было вызвано естественным отбором; оно не наследуется, а вновь приобретается этим видом; по крайней мере, если объяснение этих пятен, которое я предложил ранее, верно.

Первичная пара пятен, возможно, была передана от этого вида более поздним по наследству; и поскольку у всех сегментированных животных существует тенденция к повторению особенностей одного сегмента на других, это повторение должно было происходить с большей частотой и более полно у более поздних видов — тем более, если процессу благоприятствовал естественный отбор, *m.e.* Если ряд кольцевых пятен, возникший таким образом, каким-либо образом мог быть использован видом.

У *самого*Гиппофаэса также должна быть тенденция к образованию вторичных кольцевых пятен, и действительно, у ряда экземпляров мы действительно видим серии таких кольцевых пятен, причем последние присутствуют в различном количестве и на самых разных стадиях развития. Тот факт, что кольцевые пятна не стали постоянным и хорошо развитым признаком, объясняется просто тем обстоятельством, что как таковые они поставили бы под угрозу существование вида.

Следовательно, в этом случае нет необходимости предполагать наличие филетической жизненной силы. Кольцевые пятна рода*Deilephila* скорее дают нам превосходное объяснение факта, который в противном случае можно было бы привести в подтверждение филетической жизненной силы, а именно строгого единообразия в развитии личиночных отметин.

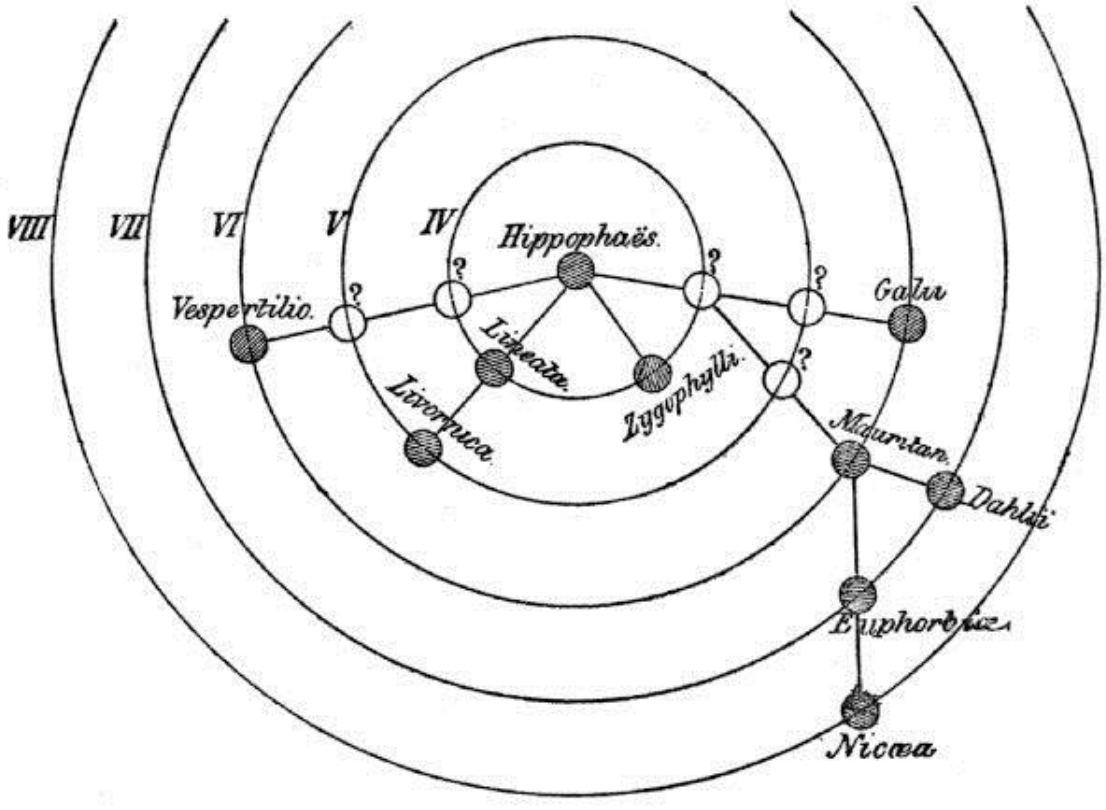
До того, как изучение маркировки и развития *гиппофаэса* привело меня к открытию, что пятна рода *Deilephila* возникают только на одном сегменте, откуда они вторично передаются на другие, эта поразительная закономерность казалась мне непостижимой проблемой, которую можно было решить, только предположив наличие филетической жизненной силы. Если попытаться для десяти рассматриваемых здесь видов построить генеалогическое древо, основанное на предположении, что именно *ряды пятен* были унаследованы в тех случаях, когда они встречаются, а не *простая тенденция к их образованию* путем переноса одного первоначально унаследованного первичного пятна на остальные сегменты, попытка потерпит неудачу. Большее количество видов должно было бы располагаться в один ряд, поскольку один вид всегда имеет совершенную форму маркировки, которая появляется на молодых стадиях развития следующих видов. Но очень маловероятно, чтобы девять различных видов, происходящих непосредственно один от другого, выжили одновременно.156 Один вид, *D. Vespertilio*, вообще не мог быть включен в генеалогическое древо, поскольку ему недостает одного признака, который встречается у всех других видов, а именно хвостового рога, который отсутствует даже на третьей стадии и, следовательно, должен был быть утрачен в очень ранний период филетического развития, так что мы можем считать его по этой причине генетически связанным с древнейшей известной формой. . Но отметины этой личинки проходят точно те же стадии развития, что и у других видов. Теперь, если бы кольцевые пятна наследовались как

таковые, существование безрогого вида с кольцевыми пятнами было бы неразрешимой загадкой и способствовало бы допущению параллельных серий развития, которые опять же едва ли можно было объяснить иначе, чем "фиксированным направлением вариации". Здесь мы имеем дело с одним из того класса случаев, которые сторонники филетической жизненной силы уже так часто использовали в поддержку своей точки зрения.

Объяснение такого случая —*m.e.* его ссылки на известные причины видовой трансформации — никогда не бывает легким и действительно невозможно без точного знания онтогенеза многих видов, а также первоначального значения рассматриваемых признаков. В случае с *личинками*дейлефилы, однако, таких знаний все еще недостаточно. Это правда, что они представляют нам параллельные серии развития, но они не зависят от неизвестной филетической силы — параллелизм можно отнести к действию недостаточно известных законов роста, врожденных у сегментированных организмов. Поскольку признаки одного сегмента имеют тенденцию повторяться на других, от одной родительской формы, обладающей кольцевыми пятнами только на одном сегменте, могло произойти несколько серий развития, во всех из которых независимо друг от друга образовались ряды таких пятен.

Исходя из этих соображений, мы можем рискнуть построить следующее генеалогическое древо:—

Возможное генеалогическое древо рода Deilephila



Кружками обозначены филетические стадии IV-VIII.; восьмой достигается только *Никеей* и отличается от седьмой главным образом онтогенезом, на третьей стадии которого достигается

седьмая филетическая стадия, в то время как у *молочаев* и *георгин* эта стадия достигается на четвертой онтогенетической стадии. Филетические стадии, указанные в запросах, вымерли и известны только в онтогенезе существующих видов. Следует понимать, что эта родословная выражает только идеальные, а не фактические отношения видов друг к другу. Таким образом, возможно, что *гиппофаэс* является не родительской формой, а неизвестным или вымершим видом, который, однако, должен был обладать такой же маркировкой и так далее.

Четыре параллельных ряда здесь происходят от родительской формы *Гиппофаэса*; возможно, их было пять, а возможно, только три, но неполное состояние наших знаний об онтогенезе не позволяет сделать какой-либо определенный вывод. Однако для рассматриваемого вопроса это совершенно несущественно. Расстояние от центральной точки (родительской формы) указывает на степень филетического развития, которой в настоящее время достигли соответствующие виды.

Есть другой случай, который не менее поучителен, поскольку он раскрывает, хотя и несколько иным образом, действие закона роста, врожденного в самом организме, но который, тем не менее, никоим образом не может рассматриваться как эквивалент филетической жизненной силы. Я имею в виду цветные края косых полос, которые встречаются у большинства видов рода*Сфинкс*. В предыдущем разделе уже подчеркивалось, что способ, которым возникает этот признак, отрицает предположение о филетической силе, потому что эти окрашенные края постепенно образуются из неравномерно разбросанных пятен. У “силы развития” нет причин блуждать ощупью в темноте; если такая сила существует, мы должны ожидать, что она добавит новых персонажей к старым с точностью мастера.

Если, однако, окрашенные края определенно зависят от естественного отбора, этого фактора, заставляющего рассеянные пятна сливаться и становиться линейными, то мы имеем здесь доказательство того, что такие пятна впервые возникли совершенно сходным образом у нескольких видов, совершенно независимо друг от друга — что, фактически, в определенном смысле существует “фиксированное направление вариации”.

У трех видов *личинок*Smerinthus*красные пятна появляются ближе к концу онтогенеза; у*S. Populi*и*Ocellatus*только у меньшинства особей и всегда раздельно (не сливаясь), а у*S. Tiliaæ, у большинства особей, пятна часто сливаются в одну большую, единственную, продолговатую отметину. Эти три вида не могли унаследовать пятна от общего предка, поскольку они отсутствуют на более ранних стадиях онтогенеза или встречаются лишь в исключительных случаях, становясь крупнее и многочисленнее на последней стадии; они, очевидно, формируют признак, который следует рассматривать как случай “ожидаемого развития”.

Как же тогда получается, что три вида изменяются независимо друг от друга аналогичным образом? Я не знаю другого ответа на этот вопрос, кроме того, что сходные вариации обязательно должны возникать из—за сходного физического строения - или, выражаясь иначе, три вида унаследовали от неизвестного родительского вида лишенные пятен, причем не сам этот последний признак, а физическое строение, имеющее тенденцию к образованию красных пятен на коже.157 Этот случай предлагает много аналогий с случаями с цветовыми разновидностями *Lacerta Muralis*, на которые Эймер158 кратко обращает внимание в своих интересных сообщениях о голубой ящерице из скал Фаральони. на Капри. Южноитальянские ящерицы, хотя и имеют черепа различной формы, демонстрируют те же ярко окрашенные разновидности, что и ящерицы Северной Италии; и Эймер полагает, что эти параллельные

вариации в широко удаленных друг от друга местностях, некоторые из которых долгое время были изолированы, следует отнести к тенденции к фиксированным направлениям вариаций, врожденным в строении вида.

Я давно настаивал159 на том, что не следует забывать, что естественный отбор, в первую очередь, зависит от вариаций, которые организм предлагает этому посреднику, и что, хотя число возможных вариаций может быть очень велико для каждого вида, все же это число ни в коем случае нельзя рассматривать как буквально бесконечное. Для каждого вида могут существовать *невозможные* вариации. По этой причине я придерживаюсь мнения, что физическая природа каждого вида имеет не меньшее значение для выработки новых признаков, чем естественный отбор, который всегда должен, в первую очередь, воздействовать на результаты этой физической природы, *т.е.* на представленные вариации, и, таким образом, может вызвать к существованию новые.

Требуется лишь небольшое изменение определения, чтобы сделать из этой “ограниченной” изменчивости, которая является необходимым следствием физической природы каждого вида, "фиксированное направление вариации” в смысле филетической жизненной силы. Вместо— у*личинок*смеринтуса - у них наблюдается тенденция к образованию красных пятен на коже, необходимо только сказать —у этих личинок наблюдается тенденция к образованию красных краев у косых полос. Последнее утверждение было бы, однако, неверным, поскольку красные границы впервые возникли в результате слияния красных пятен под действием естественного отбора. Неверно даже говорить, что*все* виды *Smerinthus* проявляют эту тенденцию к образованию пятен, поскольку этот признак, по-видимому, не встречается ни у *S. Quercus*, ни у *S. Tremulae*.

Различие между двумя способами зачатия станет ясным, если мы спросим в качестве примера, будут ли те *личинки Chærocampa*, у которых в настоящее время нет глазных пятен, впоследствии приобретать эти отметины, предполагая, что они сохранят свое существование на земле в течение достаточного периода времени?

Сторонники “фиксированного направления вариации” ответили бы на этот вопрос утвердительно. Глазки составляют признак, который встречается почти у всех видов группы — они являются целью, к которой подталкивает филетическая сила и которая рано или поздно должна быть достигнута каждым членом группы. С другой стороны, я не могу столь решительно выразить свое собственное мнение, а именно, что такие сложные признаки, как разноцветные косые полосы или пятна вокруг глаз, никогда не являются результатом чисто внутренних сил, но всегда возникают под действием естественного отбора, *то есть* путем сочетания таких мельчайших и простых вариаций, какие только могут представиться. На это можно возразить, что образование глазных пятен у тех видов, которые в настоящее время их лишены, действительно нельзя считать невозможным, но что они появились бы только в том случае, если бы строение этих видов имело тенденцию вызывать образование более темных пятен по краю подпороговой линии и если бы в то же время обладание глазными пятнами было бы полезно гусенице при ее особых условиях жизни.

Положение дел было бы совершенно иным, если бы мы просто занимались переносом персонажа из одного сегмента, в котором он уже присутствовал, в остальные сегменты. Перенос в этом случае был бы результатом чисто врожденных причин организма — действия законов равновесия или роста (корреляции), а внешние условия жизни играли бы только

отрицательную роль, поскольку они могли бы препятствовать полному воспроизведению признака, такого, например, как пятна на глазах, на всех сегментах, в случаях, когда это было невыгодно для вида. Тот факт, что у *Chærocampa* нашего вида на остальных сегментах имеются лишь слабые признаки, а не полностью развитое глазное пятно, возможно, может быть объяснен таким образом. Возможно, что две пары глазков на передних сегментах более эффективны как средство сигнализации, чем если бы насекомые были снабжены двумя длинными рядами таких отметин; но ничего нельзя утверждать с уверенностью на этот счет, пока не будут проведены эксперименты с гусеницами, имеющими ряды глазных пятен.

Поднятый выше вопрос — следует ли ожидать, что виды*Chærocampa*, в настоящее время лишенные глазных пятен, приобретут этот признак в ходе своего дальнейшего филетического развития, - влечет за собой еще один момент, который здесь нельзя обойти.

Если демонстрируется *полезность* четырех видов отметин в их совершенной форме, то, строго говоря, тем самым не доказывается их возникновение в результате естественного отбора. Необходимо также показать, что первые зачатки этих характеров также были полезны их обладателям. Вопрос о полезности "начальных стадий" полезных персонажей здесь должен быть снят.

В случае маркировки, такой как продольные и косые полосы, совершенно очевидно, что начальные стадии этих простых символов не сильно отличаются от совершенной маркировки, но это определенно не относится к пятнам в виде глаз и колец. Последний проливает наибольший свет на этот вопрос, потому что здесь для изучения представляется вид, который остался на начальной стадии образования кольцевых пятен, а именно. *Гиппофила Гиппофаэсовская*.

Я попытался показать, что оранжево-красные пятна, которые, как правило, украшают только одиннадцатый сегмент, усиливают адаптивную окраску этой гусеницы своим сходством с ягодами облепихи, в то время как общая поверхность напоминает по цвету листья. Если этодопустить, то возникновение этих пятен путем естественного отбора не представляет трудностей, поскольку пятно меньшего размера или более бледно-красного цвета также должно быть как-то полезно его обладателю.

Этот случай важен, поскольку показывает, что в отметинах может происходить "изменение функции", точно так же, как это происходит в определенных органах у самых разнообразных видов животных в ходе филетического развития. Пятна, которые у *Гиппофаэса* являются имитацией красных ягод, у видов, продвинувшихся дальше в филологическом плане, играют совсем другую роль — они служат средством тревоги или сигналами отвращения.

Однако мне кажется очень невероятным, что идеальные глазки личинки *Chærocampa*также претерпели такое "функциональное изменение" (Dohrn). Я скорее полагаю, что первые зачатки этих отметин произвели тот же эффект, что и тот, который они проявляют сейчас, а именно ужас. В данном случае мы, конечно, не в столь благоприятных обстоятельствах, зная вид, демонстрирующий начальные признаки этого признака на своей последней стадии жизни; но на начальных этапах, которые представляет вторая стадия некоторых видов, мы видим, что сохранилась форма, в которой глазные пятна впервые появились в филогенезе, и из этого мы можем с некоторой уверенностью судить о том эффекте, который они должны были произвести в то время.

В онтогенезе *C. Elpenor* и *Porcelus* мы видим, что сначала возникает небольшое искривление подпорзальной линии, вогнутость которой заполняется темно-зеленым, а вскоре после этого черным; затем изогнутый кверху участок подпорзальной линии отделяется и более полно окружается черным. Белый фрагмент подчелюстной кости, который отделился, в следующем месте расширяется, и в его центре появляется черный зрачок.

Итак, первые зачатки глазного пятна, конечно, кажутся очень незначительными у гусеницы длиной в два сантиметра, но мы не должны забывать, что у предков существующих личинок *Chærocampa* этот признак появился во взрослом состоянии. Если мы предположим, что изгиб белой подгрудной части с нижележащим темным пигментом соответственно увеличен, то вряд ли можно отрицать его важность как средства сигнализации, особенно если учесть, что эта отметина находится на увеличенном четвертом сегменте, который сам по себе придает гусенице необычный, а для более мелких противников и пугающий вид. Мы знаем, что у тех *личинок*Chærocampa, у которых нет глазных пятен, растяжение этого сегмента используется для защиты от враждебных атак. (Смотрите иллюстрацию*Darapsa Chærilus*, Стр. IV., рис. 34.) Эти отметины, которые даже отдаленно напоминали глаз, должно быть, в таком положении усиливали устрашающее действие. На этом основании я полагаю, что можно с уверенностью признать, что этот вид маркировки обладал тем же значением на своих начальных стадиях, что и сейчас, когда он полностью усовершенствован. Здесь не произошло никаких функциональных изменений.

Среди всех фактов, сведенных воедино в первом разделе, я знаю только об одной группе явлений, которые, по крайней мере, позволяют попытаться отнести их к филетической жизненной силе. Это появление темной основной окраски у взрослых личинок, которые в молодом состоянии имеют светлую окраску. Я уже пытался показать, что у*личинок Chærocampa* это изменение окраски зависит от двойной адаптации: молодые гусеницы адаптируются к зеленому цвету растения, а взрослые - к почве и опавшим листьям. Эта интерпретация кажется более правильной, когда мы находим тот же самый процесс, а именно. постепенная замена первоначального зеленого цвета коричневым у видов самых разных родов, которые вместе с темной окраской обладают неизбежно связанной с этим привычкой прятаться днем, находясь во взрослом состоянии. Так обстоит дело с *Sphinx Convolvuli*, *Deilephila Vespertilio* и *Acherontia Atropos*.

До сих пор все было легко объяснимо естественным отбором; но когда мы также видим “тенденцию” к приобретению темной окраски в ходе развития у тех видов, которые не скрывают себя и не имеют адаптивной окраски, но очень заметно отмечены, — и если, далее, можно показать, что эти виды, такие, например, как*Deilephila Galii*, действительно обладают иммунитетом от нападений врагов, — как можно иначе объяснить эту тенденцию к образованию темной окраски, кроме как признанием филетической жизненной силы, стимулирующей вариации в этой окраске? направление?

Тем не менее я полагаю, что и в этом вопросе можно обойтись без апелляции к неизвестным силам. Во-первых, темные основные цвета могут быть полезны для вида не только как средство адаптации. У*D. Galii*, так же как и у *D. Euphorbiae*, светлые кольцевые пятна кажутся довольно яркими на черном как смоль грунте; и если эта гусеница должна (*sit venia verbo!*) стать заметной, этой цели лучше всего достичь, приобретя темный основной цвет, такой как у *D. Euphorbiae*.

Тенденция, очевидно общая для всех этих *сфингид*, приобретать темную окраску с возрастом, зависит, следовательно, от двух совершенно различных приспособлений: во—первых, у видов, разыскиваемых врагами, от приспособления к цвету почвы; и, во-вторых, у видов, отвергаемых врагами, от стремления создать максимально возможный контраст окраски.

Более того, предположение, из которого исходит это последнее утверждение о жизненной силе, не всегда верно, поскольку существуют виды, такие, например, как *D. Nicæa*, которые никогда не приобретают темную окраску; и у *D. Galii* также, хотя все особи отказываются от защитного зеленого цвета молодых стадий, они ни в коем случае не все приобретают темный оттенок взамен этой окраски; многие особи своей светлой охристо-желтой окраской довольно поразительно напоминают змеевидную гусеницу *D.Nicæa*.

VII.
Филетическое развитие отметин сфингид: краткое изложение и заключение.

Если из формы, которой обладают многие гусеницы *сфингид* при выходе из яйца, мы можем рискнуть сделать вывод о древнейшей филетической стадии, то эти личинки изначально были полностью лишены маркировки. Характерный хвостовой рог должен быть старше существующих отметин, поскольку он присутствует на более молодых стадиях (за исключением случаев, когда его совсем нет), и, как правило, даже больше, чем в более позднем возрасте.

Однако есть дополнительные свидетельства того, что когда-то существовали личинки сфинксов без каких-либо отметин. Такой вид существует и сейчас. Я не имею в виду скучных гусениц *Sesiidae*,160 которые живут в темноте и поэтому бесцветны, но я имею в виду крупную личинку (более шести сантиметров длиной), хранящуюся в Берлинском музее,161 которая, судя по ее форме, принадлежит к группе *смеринтусов*. У него имеется хвостовой рог, и по всей верхней поверхности он покрыт короткими и редко разбросанными щетинками, такими, какие встречаются у *сесиид*. Цвет этого неизвестного насекомого, по-видимому, был светло-зеленым, хотя сейчас он имеет только желтоватый оттенок. Отсутствуют какие-либо следы маркировки, и, таким образом, они в точности соответствуют самым молодым стадиям развития большинства существующих личинок Сфинкса - даже коротким щетинкам, редко разбросанным по всей верхней поверхности его тела. Таким образом, перед нами, так сказать, живое ископаемое, и было бы очень интересно выяснить его историю.

Все данные, представленные историей развития, показывают, что из трех видов отметин, встречающихся у *сфингид*, а именно продольных и косых полос и пятен, первый является самым старым. Среди видов, украшенных косыми полосами или пятнами, есть много видов с продольными полосами на молодых стадиях, но обратного случая никогда не бывает — у молодых личинок никогда не бывает пятен или косых полос, когда взрослая особь покрыта полосами только в длину.

Таким образом, первой и старейшей маркировкой гусениц *Sphingidae* была продольная полосатость, или, точнее говоря, подчелюстная, к которой, возможно, добавились спинная и

дыхальцевая линии. То, что эта вторая стадия филетического развития сохранилась и у существующих видов, уже было достаточно показано; большая часть одной группы, *макроглоссины*, действительно осталась на этой стадии развития.

Исходя из биологической ценности, которую следует приписать этому виду маркировки, ее возникновение в результате естественного отбора не представляет никаких трудностей. Первые зачатки полосатости, должно быть, были полезны, поскольку они должны были разделить большую поверхность тела гусеницы на несколько частей и, таким образом, сделать ее менее заметной для ее врагов.

Таким образом, нетрудно понять, как целая группа родов могла измениться с таким низким уровнем маркировки вплоть до настоящего времени. Окраска и отметины - не единственные средства нападения и защиты, которыми обладают эти насекомые; и именно такие просто маркированные личинки, как у *Macroglossinae*, имеют защитную привычку питаться только ночью и прятаться днем. Более того, при определенных условиях жизни продольные полосы могут быть лучшим средством защиты даже для личинки сфинкса, чем любая другая маркировка; и все те виды, у которых этот рисунок сохранился в настоящее время, живут либо среди трав, либо на *хвойных*.

Нельзя с полной уверенностью сказать, что вторая форма маркировки -косые полосы — была разработана на основе первой. Если бы они возникли в результате трансформации продольных полос, эти две формы не могли бы существовать бок о бок. Однако это имеет место как у некоторых видов во взрослом состоянии (*Calymnia Panopus*162), так и у других на молодых стадиях (наиболее ярко это видно у *Smerinthus Populi*, рис. 56). Различные факты склонны показывать, что косые полосы появились в филетическом развитии *позже*, чем продольные линии. Во-первых, они появляются позже последних в онтогенезе определенных видов. Так обстоит дело с *Chærocampa Elpenor* и *Porcelus*, у которых, однако, они определенно не достигают высокой степени развития. С другой стороны, продольные линии полностью исчезают в ходе онтогенеза, в то время как только косые полосы сохраняют свое положение. Таким образом, субдорсальная линия исчезает на очень ранней стадии, за исключением небольшого остатка,163 у всех местных видов *Smerinthus*. Я уже пытался показать, что новые персонажи приобретаются только *на последней стадии*, и что если затем добавляются еще более новые, то первые исчезают с последней стадии и переносятся обратно на более молодую. *Таким образом, персонажи исчезают со сцены в том же порядке, в каком они были приобретены*.

Наконец, среди родов с продольными полосами (*например, Macroglossa*) мы знаем определенные виды, которые в пожилом возрасте обладают косыми полосами (*M. Fuciformis*), хотя они имеют наклон в направлении, противоположном таковому у большинства других личинок*Sphingidae*. Однако это всегда виды, которые отличаются от своих союзников своим образом жизни, питаясь не травами или низкорослыми растениями, а крупнолистными кустарниками. Если бы мы смогли установить онтогенез этих видов, мы бы обнаружили, что косые полосы появились на позднем этапе жизни, как уже было показано в случае с*Pterogon ŒNotheræ*.

Если спросить, почему сначала образовались продольные линии, а затем косые полосы, можно ответить, что физическое строение этих гусениц позволило бы легче образовать простые продольные линии, чем сложные косые полосы, пересекающие их сегменты.164Можно также

предположить, что древнейшие *сфингиды* питались исключительно низкими растениями среди трав, а с течением времени постепенно перешли на кустарники и деревья. В настоящее время большинство личинок сфинксов все еще живут на низких растениях и лишь немногие - на деревьях, такие гусеницы обычно принадлежат к определенным особым родам.

Характер косых полос становится более совершенным благодаря добавлению цветных краев, причем последние, как само собой разумеется, были добавлены впоследствии.

Третья главная составляющая отметин сфинкса,*m.e.* пятна - будь то совершенные глазки или только кольцевые пятна — у двух рассматриваемых здесь особых родов возникают на подгрудной части, где они либо откладываются (*Deilephila*), либо образуются из фрагмента этой линии (*Chærocampa*). О том, что эти отметины могут, однако, также возникать независимо от подчелюстной части, свидетельствует глазок*птерогона ŒNotheræ*, расположенный на сегменте, несущем хвостовой рог. В этом случае, однако, онтогенез учит нас, что пятно также следует за подчелюстным, так что мы можем в целом заявить, что все эти пятна имеют более позднее происхождение, чем продольная полосатость.

Вопрос об относительном возрасте косых полос и точечной разметки не допускает общего ответа. В некоторых случаях (*C. Elpenor* и *Porcelus*) косые полосы исчезают, когда глазки достигают полного развития, и поэтому мы можем рискнуть заключить, что в этих случаях первые появились раньше в филогенезе. Но весьма вероятно, что косые полосы возникли независимо в разные периоды, точно так же, как продольные линии встречаются нерегулярно в совершенно разных семействах. Было бы большой ошибкой, если бы мы приписывали обладание косыми полосами исключительно происхождению от общего предка. Косые отметины, обнаруженные у некоторых видов *макроглоссы* (*M. Corythus* из Индии), не были унаследованы из отдаленного периода, а были независимо приобретены этим или некоторыми недавними предковыми видами. Они не имеют ничего общего *генетически* с косыми полосами, которые встречаются у некоторых видов *Chærocampa* (*например,* у *C. Nessus* из Индии) или у видов *Smerinthus* и *Sphinx*. Они зависят просто от аналогичной адаптации (Seidlitz165), *m.e.* от адаптации к аналогичной среде.

Аналогично обстоит дело и с точечной маркировкой. Я уже показал, что при определенных условиях кольцевые пятна могут принимать точный вид глазных пятен за счет образования ядра в “зеркале”, как это иногда происходит у *Deilephila Euphorbiae* (рис. 43), чаще у *D. Galii* и, как правило, у *D. Vespertilio*. Тем не менее, эти отметины возникают совершенно иным образом, чем глазные пятна у *Chærocampinae*, с которыми они, следовательно, не имеют генетического родства; два рода разделились в то время, когда у них не было пятнистых отметин. Кроме того, в*Pterogon ŒnotheræЕсли* мы находим третий вид точечной маркировки, который наиболее тесно связан с глазки из *Chærocampa*-larvæ, но находится в совершенно другой позиции, и должны происходить в другом порядке, и, следовательно, совершенно независимо от этих глаз-пигментные пятна.

Также легко понять, почему первый и второй элементы маркировки *сфингид* должны быть взаимоисключающими, а не второй и третий или первый с третьим.

Светлая продольная линия, пересекающая косые полосы, значительно уменьшает сходство с листом, к которому последние имеют тенденцию, и поэтому обнаруживается только в тех случаях, когда адаптивная маркировка не может оказать никакого эффекта из-за небольшого

размера гусеницы, *m.e.* на довольно молодых стадиях. (Смотрите, например, рис. 56, первая стадия*S. Populi*.) В более поздний период жизни старая маркировка должна уступить место новой, и мы соответственно обнаруживаем, что подгрудная линия исчезает со всех сегментов, на которых расположены косые полосы, и сохраняется только на передних сегментах, где последние отсутствуют. В некоторых редких случаях оба элемента маркировки, безусловно, встречаются вместе, как, например, у *Calymnia Panopus* и *Macroglossa Corythus*; но косые полосы при таких обстоятельствах короче и не простираются выше подгрудной линии, а у*Darapsa ChœRilus* даже сливаются с последней.166

В определенных случаях также может иметь место особая структура листа, имитируемая продольными линиями, но в целом последние уменьшают эффект косых полос; и, соответственно, мы обнаруживаем, что не только исчезла подчелюстная часть на тех сегментах с косыми полосами, но и что большинство личинок с этим последним признаком также лишены широких дыхательных и спинных линий. Это относится ко всем*известным*мне known to me, as well as with all the species of the genera *, а также ко всем видам родов*Sphinx,Dolba*u*Acherontia.....

Косые полосы и точечные отметины, однако, не обязательно являются взаимоисключающими по своему действию, и в некоторых случаях мы также находим их объединенными у одной и той же личинки, хотя, конечно, никогда не бывают одинаково совершенными. Так, *Chærocampa Nessus*168 обладает ярко выраженными косыми полосами, но слабо развитыми глазками; и, с другой стороны, у *Chærocampa Elpenor* сильно развиты глазные пятна, но более ранние косые полосы присутствуют в лучшем случае лишь в виде слабых следов. Это легко объясняется образом жизни. Эти гусеницы — по крайней мере, те из них, которые хорошо известны, — не питаются растениями с крупными, сильно ребристыми листьями и даже у большинства особей приспособлены к цвету почвы; следовательно, косые полосы имеют в этих случаях значение только рудиментарных образований.

То, что первая и третья формы отметин также не всегда наносят взаимный ущерб в своем действии, показано на примере *Chærocampa Tersa*, у которого глазные пятна, безусловно, имеют какое-то другое значение, кроме как средство внушения страха. У большинства*личинок Chærocampa*подпороговая линия исчезает в ходе филогенеза, и можно понять, что иллюзорный вид глазных пятен был бы более совершенным, если бы они не располагались на белой линии.

Если мы примем во внимание небольшое количество фактов, с которыми я здесь смог ознакомиться, результат этих расследований не будет признан неудовлетворительным. Оказалось возможным показать, что каждый из трех основных элементов маркировки *сфингид* имеет биологическое значение, и, таким образом, их происхождение посредством естественного отбора стало казаться вероятным. Далее, оказалось возможным показать, что первые зачатки этих отметин также должны были приносить пользу; и, таким образом, мне кажется, что их происхождение посредством естественного отбора было доказано с достаточной убедительностью. Более того, было нетрудно понять вытеснение первичных элементов маркировки вторичными признаками, добавленными в более поздний период, как также существенный эффект естественного отбора. Наконец, оказалось возможным объяснить также второстепенные или вспомогательные элементы отметин, частично действием естественного отбора, а частично как результат того, что ранее присутствовавшие отметины действовали посредством корреляции.

Исходя из происхождения и постепенной эволюции отметин у *сфингид*, мы можем, соответственно, нарисовать следующую картину:—

Старейшие личинки сфинксов были без отметин; вероятно, они были защищены только адаптивной окраской, большим хвостовым рогом и короткими щетинками.

Их преемники в результате естественного отбора стали полосатыми в продольном направлении; они приобрели поддорсальную линию, идущую от рога к голове, а также дыхальцевую, а иногда и спинную линию. Отмеченные таким образом гусеницы, должно быть, лучше всего прятались на тех растениях, у которых преобладало расположение параллельных линейных частей; и мы можем рискнуть предположить, что в этот период большинство личинок *сфингид* жили на таких растениях (травах) или среди них.

В более поздний период к продольным линиям были добавлены косые полосы, первые (почти всегда) пересекали семь самых задних сегментов от спины к ступням в направлении хвостового рога. Возникли ли все эти полосы одновременно или, что более вероятно, сначала появилась только одна, которая затем была перенесена на другие сегменты путем корреляции, поддерживаемой естественным отбором, невозможно определить, по крайней мере, на основании имеющихся в настоящее время фактов.

В целом, по мере того, как косые полосы удлинялись к спине, продольные линии исчезали, поскольку они снижали обманчивый эффект полос. У многих видов также были сформированы темные или пестро окрашенные края косых полос, имитирующие линии тени, отбрасываемые ребрами листа.

В то время как одна группа *сфингид* (*Sphinx*, *Smerinthus*) таким образом стремилась все больше и больше приближать свой внешний вид к ребристому листу, другие виды с продольными полосами развивались другим способом.

Некоторые из последних действительно жили на кустовидных листьях растений, но косых полос не развилось, потому что они были бы бесполезны среди плотных, узких и слабо ребристых листьев пищевых растений. Эти гусеницы, судя по более ранним отметинам, просто сохранили продольные линии, которые в сочетании с очень близким сходством с цветом листьев обеспечивали им высокую степень защиты от обнаружения. Эта защита также была бы усилена, если бы другие части пищевого растения, такие как ягоды (*Гиппофаэса*), были имитированы по цвету и положению таким образом, чтобы крупное тело гусеницы еще меньше контрастировало с окружающей средой. Таким образом, первое кольцевое пятно, вероятно, возникло у некоторых видов только на одном — предпоследнем сегменте.

Как только эта первая пара кольцевых пятен стала устоявшимся признаком вида, они стали иметь тенденцию повторяться на других сегментах, продвигаясь от задних сегментов к передним. При определенных условиях это повторение кольцевых пятен могло быть очень невыгодно для вида и, следовательно, было бы, насколько это возможно, предотвращено естественным отбором (*Гиппофаэс*); в других случаях, однако, никаких неудобств не возникло бы - гусеница, хорошо приспособленная к цвету своего пищевого растения, не стала бы более заметной из—за маленьких кольцевых пятен, которые, таким образом, могли повторяться на всех сегментах (*зигофиллы*). В случаях, подобных двум последним, яркие цвета должны были быть устранены при наследовании от непосредственного предка; но на этот счет пока ничего нельзя сказать с уверенностью.

В других случаях повторение кольцевых пятен с сильно контрастирующими цветами не было ни пагубным, ни безразличным, но могло быть обращено к дальнейшему преимуществу вида. Если бы гусеница питалась растениями, содержащими едкие соки (*Euphorbiaceae*), которые, проникая в ее пищевую систему, делали ее отталкивающей для других животных, кольцевые пятна, начинающие появляться (при повторении), предоставили бы естественному отбору простое средство для придания виду яркой окраски, которая защитила бы его от нападения, действуя как сигнал о непривлекательности.

Но если бы темные пятна располагались на светлом фоне (*Никея*), они были бы похожи на глаза и вызывали бы тревогу у более мелких врагов.

Исходя из имеющихся в настоящее время перед нами историй развития и биологических данных, нельзя с уверенностью сказать, какая из этих двух функций кольцевых пятен была приобретена первой в филогенезе, но мы, возможно, можем предположить, что в конце концов было установлено их значение как средства вызывания тревоги.

Также легко понять, что по мере того, как кольцевые пятна становились все более и более сложными, они иногда играли другие роли, на этих стадиях снова превращаясь в имитации частей растений, таких как ряд ягод или бутонов цветов. Однако положительных доказательств этому пока нет.

По мере того как кольцевые пятна отделялись от подпороговой линии, из которой они возникли, последняя все более и более полностью исчезала на последней онтогенетической стадии и отступала к более молодым стадиям жизни гусеницы - она стала *исторической*. Это исчезновение подчелюстной части также может быть объяснено тем фактом, что первоначальная продольная полоса, имитирующая линейное расположение листьев, потеряла бы смысл, даже если бы это не всегда уменьшало эффект кольцевых пятен. Но известно, что характеры, которые стали бесполезными, со временем становятся рудиментарными и, наконец, исчезают совсем. Я не верю, что само по себе неиспользование приводит к исчезновению таких признаков, хотя в случае активных органов оно может сыграть большую роль в этом подавлении. Однако в случае с маркировкой речь не может идти об использовании или неиспользовании — тем не менее, они постепенно исчезают, как только становятся бессмысленными. Я считаю это следствием прекращения контролирующего действия естественного отбора на эти признаки (приостановка так называемой “консервативной адаптации”, Зейдлиц). Любые вариации могут стать ценными, если соответствующий персонаж будет встречен в необходимом состоянии колебаний. То, что этот процесс вымирания протекает не быстро, а, скорее, крайне медленно, видно на примере онтогенеза нескольких видов *Deilephila*, которые сохраняют ныне бессмысленную подпороговую линию на протяжении целого ряда стадий жизни.

У другой группы личинок сфинксов с продольными полосами глазное пятно развилось независимо от подпороговой линии, в месте расположения хвостового рога, который здесь исчез, за исключением небольшого бугорковидного припухлости. Этот признак, который мы теперь видим в совершенстве у *птерогона—Другого*, несомненно, служит средством внушения страха; но обладали ли начальные стадии одинаковым значением, нельзя решить в единичном случае, представленном одним видом рода*Pterogon*, обладающим этим признаком.

У третьей группы гусениц с продольными полосами, младшего рода *Chærocampa*, глазные пятна развились непосредственно на участках подпороговой линии, сначала только на четвертом и пятом сегментах. Здесь можно с уверенностью утверждать, что этот персонаж служил средством оповещения с самого начала. Несомненно, именно по этой причине мы видим, что субдорсальная линия в непосредственной близости от пятен исчезает на ранней стадии, в то время как на других сегментах она сохраняется в течение более длительного периода. У части более молодых (тропических) видов этой группы затем путем корреляции развились сходные или почти сходные глазки на оставшихся сегментах; и, возможно, теперь произошло так, что в единичных случаях глазные пятна приобрели другое значение (*C. Tersa*?), став использоваться в качестве маскировки за счет сходства с ягодами или цветочными бутонами. Также возможно, что пятна под глазами в других случаях могли быть преобразованы в предупреждающий знак неприятности.

Однако у всех тех личинок, которые обладали исключительно устрашающими отметинами, не только сохранилась первоначальная защитная окраска, но и у большинства из них этот цвет постепенно стал заменяться лучшим (адаптация взрослой личинки к почве). Косые полосы, имитирующие ребристость листа, также ни в коем случае не утрачены, но почти всегда присутствуют, хотя и слабо развиты и часто лишь временно.

Рисунок, образованный косыми полосами, также может сохраняться даже при идеальной адаптации к почве и может быть преобразован для нового использования, потеряв свою четкость, и вместо имитации определенных частей растений может превратиться в неправильную и запутанную разметку, и, таким образом, наилучшим образом служить для представления сложных светотеней, полос, пятен и т.д., отбрасываемых на землю под низкорослыми растениями между стеблями и опавшими листьями.

Точно так же, как в случае с глазчатыми видами, где гусеницы без глазных пятен могут сохранять и заново использовать свои старые отметины, так и личинки, имеющие косые полосы с наиболее разнообразно окрашенными краями, могут демонстрировать одинаковые отметины у родственных (более молодых?) видов, как в зачаточном, так и в трансформированном состоянии. Таким образом, эти маркировки могут способствовать образованию решетчатого или сетчатого рисунка. Даже самая старая отметина, поддорсальная линия, все еще может играть определенную роль, поскольку ее остатки делают определенные части сложного рисунка более четко выраженными (*S. Convolvuli*). Наконец, когда требуется адаптация к изменяющейся среде, пересеченной светом и тенями, здесь, как и в других случаях, могут быть добавлены новые отметины, а именно темные полосы, проходящие по светлой поверхности всей гусеницы.

Завершая это эссе, я могу отметить, что в отношении широкого и в целом важного вопроса, который привел к этим исследованиям, был получен более ясный и простой результат, чем можно было ожидать, учитывая сложность признаков, требующих выяснения их причин, а также наши все еще крайне несовершенные знания онтогенетических и биологических фактов.

Долгое время я считал, что невозможно проследить все формы маркировки и их комбинации до тех причин, которые, как известно, вызывают трансформацию; я ожидал, что останется необъяснимый остаток.

Но это не тот случай. Хотя на первый взгляд еще нельзя с уверенностью утверждать в каждом отдельном случае, насколько тот или иной конкретный элемент маркировки может иметь биологическую ценность для вида, обладающего им, тем не менее было установлено, что каждый из элементов маркировки, встречающихся у личинок *сфингид*, изначально обладал определенным биологическим значением, которое было продуцировано естественным отбором.

В случае трех основных элементов отметин *сфингид* можно далее показать, что не только начальные стадии, но и их окончательное совершенство — высшие стадии их развития - представляют несомненное преимущество для их обладателей и имеют особую биологическую ценность, так что постепенное развитие и совершенствование этих признаков можно отнести к действию естественного отбора.

Но хотя естественный отбор является фактором, вызвавшим к существованию и усовершенствовавшим три основные формы и некоторые вспомогательные маркировки, в повторении локального признака на других сегментах, а также в формировании новых элементов маркировки в точках пересечения старых признаков, которые сейчас находятся в зачаточном состоянии, мы можем распознать второй фактор, который должен быть полностью врожденным в организме и который управляет однородностью структуры тела таким образом, что ни одна часть не может измениться, не оказав определенного воздействия на другие части — врожденный закон роста (“корреляция” Дарвина). .

Только однажды за все время исследований на мгновение возникло сомнение, не проявилась ли филетическая жизненная сила, а именно в красных пятнах, сопровождающих косые полосы у нескольких *личинок*смеринт. Более тщательный анализ, однако, позволил нам наиболее отчетливо увидеть широкую пропасть, отделяющую "аналогичную вариацию” от мистической филетической жизненной силы. Следовательно, больше ничего не остается для действия этой силы в отношении маркировки и окраски*сфингид*, поскольку даже некоторые из второстепенных отметин могут быть прослежены до их причин, и только “спинные пятна” наших двух местных видов *Chærocampa* были отнесены к корреляции без убедительных доказательств. Однако из временной неспособности удовлетворительно объяснить такую незначительную деталь никто не сделает вывод о существовании такой громоздкой силы, как филетическая жизненная сила.

Таким образом, конечный результат, к которому привели нас эти исследования, таков: — Действие филетической жизненной силы не может быть распознано в отметинах и окраске*сфингид*; возникновение и совершенствование этих признаков полностью зависят от известных факторов естественного отбора и корреляции.

II.
О ФИЛЕТИЧЕСКОМ ПАРАЛЛЕЛИЗМЕ У МЕТАМОРФНЫХ ВИДОВ.

Введение.

В предыдущем эссе я попытался проследить за действием известных факторов трансформации целую группу внешне “чисто морфологических” признаков, чтобы полностью объяснить их этими факторами, и таким образом я попытался исключить действие внутренней силы, провоцирующей изменения (филетической жизненной силы).

В этом втором исследовании я попытался решить проблему относительно того, можно ли доказать существование такой врожденной побуждающей силы, сравнивая формы двух основных стадий метаморфических видов, или же без такой силы можно обойтись.

Никому до сих пор, по-видимому, не приходила в голову мысль проверить этот вопрос на тех видах, которые проявляются в двух формах личинки и имаго (насекомые), или, выражаясь более общими терминами, на тех видах, особи которых последовательно обладают совершенно различными формами (метаморфоза), или в которых встречающиеся различные формы распределены между различными особями, чередуясь друг с другом и происходя друг от друга (смена поколений). Тем не менее, именно здесь можно было бы ожидать совершенно различных соотношений форм в зависимости от того, зависело ли развитие органического мира от филетической жизненной силы или было просто реакцией конкретного организма на действие окружающей среды.

Предполагая, что имело место первое, должно было иметь место и продолжает иметь место то, что я называю “филетическим параллелизмом”, *т.е.* Две стадии метаморфических видов должны были претерпевать совершенно параллельное развитие — каждое изменение бабочки должно сопровождаться изменением гусеницы, и систематические группы бабочек также должны быть найдены точно соответствующим образом в систематической группе гусениц. Если виды способны придавать себе новые формы с помощью врожденной способности, вызывающей периодические изменения, то это переформирование, возможно, не может затронуть только одну стадию развития — например, только личинку, — а скорее распространится, одновременно или последовательно, на все стадии — личинку, куколку и имаго: каждая стадия приобретет новую форму, и можно даже ожидать, что каждая из них изменится в одинаковой степени. По крайней мере, непонятно, почему чисто внутренняя сила должна влиять на развитие одной стадии больше, чем на другую. Личинки и образы двух видов должны отличаться друг от друга в одинаковой степени, и то же самое должно быть справедливо для личинок и образов двух родов, семейств и так далее. Короче говоря, личиночная система должна полностью совпадать с системой, полностью основанной на воображаемых признаках, или, что то же самое, отношения личинок к форме должны точно соответствовать отношениям образов.

С другой стороны, положение дел должно быть совершенно иным, если не существует внутренней силы, вызывающей филетическую перестройку, трансформацию видов, полностью зависящую от действия окружающей среды. В этом случае следует ожидать различий в филетическом развитии на разных стадиях жизни, поскольку временные и часто сильно отличающиеся условия жизни на двух стадиях могут и должны часто влиять на одну стадию,

оставляя другую незатронутой — следовательно, первая может подвергаться ремоделированию, в то время как вторая остается неизменной.169

Таким образом, возникло бы неодинаковое различие между двумя стадиями развития двух видов. Таким образом, бабочки, если предположить, что они изменились, имели бы более отдаленное формальное родство друг с другом, чем гусеницы, и различия между первыми (воображаемыми) всегда были бы больше, чем различия между личинками, если бы бабочки в течение нескольких последовательных периодов подвергались меняющимся воздействиям, в то время как личинки продолжали существовать в тех же условиях и, соответственно, оставались неизменными. Эти две стадии не совпадали бы в их филетическом развитии — последняя не могла быть выражена параллельными линиями, и, соответственно, мы должны были бы ожидать, что ни в коем случае не было полного соответствия между системами, основанными на личиночных и имагинальных признаках соответственно, а скорее то, что гусеницы часто образовывали систематические группы, отличные от бабочек.170

Соответственно, проблема, которую следовало исследовать, заключалась в том, следует ли обнаруживать полный филетический параллелизм у тех видов, которые развиваются посредством метаморфоза и отдельные стадии которых существуют в совершенно различных условиях жизни, или нет. Это не может быть решено*напрямую*, поскольку мы не можем видеть филетическое развитие, развернутое под нашими наблюдениями, но это может быть установлено *косвенно* путем изучения и сравнения друг с другом форм-отношений двух отдельных стадий — путем сопоставления личиночной и имагинальной систематических групп. Если филетическое развитие было параллельным и совершенно равным, то и его конечные результаты - существующие в настоящее время формы — должны находиться на равном расстоянии друг от друга; личиночная и имагинальная системы должны совпадать и быть *конгруэнтными*. Если ход филетического развития не был параллельным, то между двумя системами должны были возникнуть неравенства — неконгруэнтности.

Я уверен, что систематики старой школы прочтут эти строки с тревогой. Разве мы не рассматриваем как значительный прогресс в систематике то, что мы вообще перестали классифицировать виды просто по одному или нескольким признакам и что мы теперь принимаем во внимание не только последнюю стадию развития (имаго), но также и широко расходящиеся молодые стадии (личинку и куколку)? А теперь не следует ли исследовать, не образуют ли гусеницы и бабочки совершенно различных систем? В случае с новыми видами бабочек сомнительного систематического положения не всегда первым вопросом был: — какова природа гусениц? и разве это часто не проливало свет на взаимоотношения имаго? Несомненно; и, без всякого сомнения, мы были совершенно правы, приняв во внимание личиночное строение. Но при этом мы всегда должны иметь в виду, что существуют два вида родства — по форме - и по крови, - которые, возможно, не всегда совпадают.

До сих пор молчаливо предполагалось, что степень родства между имаго всегда такая же, как и между личинками, и если говорится о кровном родстве, то это, естественно, должно иметь место, поскольку личинка и имаго - одна и та же особь. Во всех группах животных у нас не всегда есть средства для строгого определения между формой и кровным родством, и, соответственно, мы часто должны довольствоваться тем, что принимаем просто родство по форме в качестве основы наших систем, хотя последнее не всегда может выражать кровное родство. Но именно в случае метаморфных видов нет необходимости в таком способе действия, и мы не должны

оставаться довольными им, поскольку здесь мы имеем дело с двумя видами отношений форм, личиночными и воображаемыми, и, как я только что попытался показать, ни в коем случае не очевидно, что они всегда согласуются; на самом деле, уже есть достаточное количество примеров, чтобы показать, что такого согласия обычно не существует.

Это отсутствие совпадений поразительно проявляется в группе животных, значительно удаленных от Insecta, а именно. гидромедузы, систематическое расположение которых сильно отличается в зависимости от того, основано ли оно на полипоидной или медузоидной генерации. Таким образом, семейство медузоидных океанических Hydrozoa происходит от полипитов, принадлежащих к совершенно разным семействам, и в каждом из этих семейств полипоидов есть виды, которые производят *медуз* другого семейства.

Аналогичным образом, личинки Ophiuroidea (*форма плутеуса*) из иглокожих не являются наиболее близкими родственниками по форме обычным морским звездам, а скорее личинкам совершенно иного отряда - морским ежам.

Я не буду утверждать, что в этих двух случаях различие в соотношении форм, или, как я могу это обозначить, несоответствие морфологических систем, должно зависеть от неодинаковой скорости филетического развития на двух стадиях или поколениях, или что это несоответствие может быть полностью объяснено допущением такой неодинаковой скорости развития: на самом деле мне кажется вероятным, что, по крайней мере, у *офиур*, имеет значение совсем другой фактор - что отношение формы к личинкам морских ежей зависит не от кровного родства, а от конвергенции (Оскар Шмидт), *т.е.* от адаптации к сходным условиям жизни. Эти два случая, однако, показывают, что может иметь место неодинаковая взаимосвязь двух стадий.

Из таких примеров мы, конечно, не можем сразу сделать вывод, что филетической силы не существует; сначала необходимо исследовать, можно ли отнести такие различия к неодинаковому филетическому развитию и, если это так, то несовместимы ли отклонения от строгого соответствия морфологических систем с допущением внутренней преобразующей силы, и если да, то в какой степени. *С тем, что окружающая среда оказывает определенное* влияние на ход процессов развития органического мира, однако, согласятся защитники филетической жизненной силы. Следовательно, необходимо продемонстрировать, что происходят отклонения от полной конгруэнтности, которые по своей природе или величине несовместимы с признанием врожденных способностей, и, с другой стороны, аналогичным образом необходимо попытаться показать, что отклонения от этой конгруэнтности, а также сама конгруэнтность могут быть объяснены без признания филетической жизненной силы.

На следующих страницах я попытаюсь решить этот вопрос для отряда чешуекрылых, время от времени прибегая к помощи двух других отрядов насекомых. Ни иглокожие, ни гидромедусы в настоящее время не приспособлены к такому критическому исследованию; число видов в этих группах, развитие которых было установлено с уверенностью, все еще слишком мало, и их биологические условия все еще в значительной степени неизвестны. В обоих этих отношениях они намного превосходят чешуекрылых. В этой группе мы знаем большое число видов на двух главных стадиях их развития, а также более или менее точно условия, при которых они существуют в течение каждой из этих фаз. Таким образом, мы можем судить, по крайней мере до определенной степени, о том, какие изменения в условиях жизни приводят к изменениям структуры. Ни по количеству известных видов личинок, ни по глубокому знанию их образа

жизни ни один из оставшихся отрядов насекомых не может конкурировать с чешуекрылыми. Нет ни одного рода двукрылых или перепончатокрылых, в котором десять или более видов были бы настолько хорошо известны на личиночной стадии, что их можно было бы использовать для целей морфологического сравнения. Кто способен определить различия между условиями жизни личинок двадцати различных видов*Culex* или *Tipula*? Гусеницы близкородственных видов чешуекрылых, с другой стороны, часто живут на разных растениях, и одно это обстоятельство приводит к известному различию в условиях жизни.

Главный вопрос, на который должно было ответить исследование, заключался в следующем: Существует ли полный филетический параллелизм среди чешуекрылых или нет? или, точнее говоря: Можем ли мы заключить из формальных отношений, которые в настоящее время существуют между личинками, с одной стороны, и воображаемыми существами, с другой, о совершенно параллельном ходе филетического развития на обеих стадиях; или существуют несоответствия формальных отношений, которые указывают на неравномерное развитие?

Прежде чем я перейду к решению этого вопроса, необходимо прояснить один момент, который до сих пор не затрагивался, но который должен быть решен до того, как проблема может быть формально сформулирована в общих чертах. Прежде, чем можно будет спросить, претерпели ли личинки и имаги совершенно параллельное развитие, мы должны знать, возможно ли неравномерное развитие — не существует ли между двумя стадиями такой тесной структурной взаимосвязи, что каждое изменение в одной из них должно вызывать изменение в другой. Если бы это было так, каждое изменение в бабочке вызывало бы соответствующее изменение в гусенице, и *наоборот*, так что неравенство в соотношении форм между личинками, с одной стороны, и воображаемыми существами, с другой, было бы немыслимо - системы, основанные на признаках гусениц, полностью совпадали бы с системами, основанными на признаках бабочек, и мы пришли бы к ложному выводу, если бы приписывали филетически параллельное развитие двух стадий существованию внутренней филетической силы, в то время как только известный фактор, корреляция, вызвал такое неравенство. равенство хода развития.

По этим причинам сначала необходимо установить, что личинка и имаго не являются соответственно фиксированными по форме, и поэтому весь первый раздел будет посвящен доказательству того, что эти две стадии изменяются независимо друг от друга. Затем будут сделаны выводы относительно причин изменений, и они подтвердят с другой стороны последующее исследование относительно наличия или отсутствия полного соответствия в двух морфологических системах. Два вопроса, ответы на которые будут последовательно предприняты, ни в коем случае не идентичны, хотя и тесно связаны, поскольку вполне возможно, что на первый можно ответить отсутствием точной корреляции формы или только чрезвычайно малой корреляцией между гусеницей и имаго, в то время как, в то же время, таким образом не было бы решено, шло ли филетическое развитие двух стадий равномерно или нет. Совершенное соответствие морфологических отношений могло бы иметь место только в том случае, если бы преобразования происходили в результате внутренней силы, а не внешних воздействий. Вопрос: —Существует ли фиксированное соотношение формы между двумя этапами? следовательно, за этим должен последовать другой: — Совпадают ли формальные отношения двух стадий или нет; - было ли их филетическое развитие равномерным или нет?

ИССЛЕДОВАНИЯ По ТЕОРИИ НИСХОЖДЕНИЯ

АВТОР ДОКТОР АВГУСТ ВАЙСМАНН ,
ПРОФЕССОР ФРАЙБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

С ПРИМЕЧАНИЯМИ И ДОПОЛНЕНИЯМИ АВТОРА

ПЕРЕВЕДЕНО И ОТРЕДАКТИРОВАНО С ПРИМЕЧАНИЯМИ РАФАЭЛЕМ МЕЛДОЛОЙ, Ф.К.С.
ПОКОЙНЫМ ВИЦЕ-ПРЕЗИДЕНТОМ ЛОНДОНСКОГО ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

СО ВСТУПИТЕЛЬНЫМ ЗАМЕЧАНИЕМ
ЧАРЛЬЗА Дарвина, доктора права, Ф. Р.С.
Автора книги “Происхождение видов” и др.

В ДВУХ ТОМАХ
ТОМ II.

С ВОСЕМЬЮ ЦВЕТНЫМИ ПЛАСТИНКАМИ

Лондон:
СЭМПСОН ЛОУ, МАРСТОН, СИРЛ И РИВИНГТОН,
ЗДАНИЯ CROWN BUILDINGS, 188, ФЛИТ-СТРИТ,
1882
[*Все права защищены*]

I.
Личинка и имаго различаются по строению независимо друг от друга.

Было бы бессмысленно утверждать, что две вышеупомянутые стадии были*полностью* независимы друг от друга. Очевидно, что количество органического и живого вещества, содержащегося в гусенице, определяет размер бабочки, и что количество органического вещества в яйце должно определять размер появляющейся личинки. Утверждение в вышеприведенном заголовке относится только к структуре; но даже в этом случае его нельзя рассматривать как означающее абсолютную, а только относительную независимость, которая, однако, безусловно, достигается в очень высокой степени. Хотя вполне возможно, что каждое изменение структуры имаго может повлечь за собой соответствующее изменение структуры личинки, пока что таких случаев доказано не было; напротив, все факты указывают на почти полную независимость этих двух стадий. Совершенно иначе обстоит дело со случаями *косвенной* зависимости, такой, например, как вызванная "воспитанием сиделкой’. Это явление почти полностью отсутствует у чешуекрылых, но в любой степени встречается у двукрылых, и особенно у перепончатокрылых. Личинки ихневмонов, которые живут в других насекомых, требуют (не всегда, но в большинстве случаев), чтобы у самки имаго был острый яйцеклад, так что и в этом случае строение и образ жизни личинки влияют на идеальное насекомое. Это

зависит, однако, не от внутренних законов роста (корреляции), а от действия внешних воздействий, к которым организм пытается приспособиться путем естественного отбора.

Теперь я позволю фактам говорить самим за себя.

На примере тех видов, у которых ди- или полиморфна только одна стадия, показано, что не каждое изменение на одной стадии влечет за собой соответствующее изменение на другой. Таким образом, у всех сезонно диморфных видов мы обнаруживаем, что гусеницы бабочек, которые часто сильно различаются по окраске и маркировке своих последовательных поколений, абсолютно идентичны. С другой стороны, можно привести множество видов, личинки которых являются диморфными, в то время как воображаемые встречаются только в одной форме (сравните первое и второе эссе в этом томе).

Однако существуют факты, которые прямо доказывают, что любая одна стадия может изменяться независимо от других; я имею в виду то обстоятельство, что любая одна стадия может стать независимо изменчивой — что свойство большей изменчивости или большего постоянства ни в коем случае не всегда проявляется в одинаковой степени на всех трех стадиях личинки, куколки и имаго, но что иногда гусеница очень изменчива, а куколка и имаго вполне постоянны. С другой стороны, все три стадии могут быть одинаково изменчивыми или одинаково постоянными, хотя это происходит редко.

Если под изменчивостью понимать период повторного моделирования живой формы, будь то в ее совокупности или только в отдельных признаках или группах признаков, то из простого факта гетерохронной изменчивости стадий онтогенеза следует, что последние могут быть изменены индивидуально, и что повторное моделирование одной стадии никоим образом не обязательно влечет за собой повторное моделирование других. Однако не подлежит сомнению, что изменчивость, по какой бы причине она ни возникла, во всех случаях способна породить новую форму. В результате непрерывного скрещивания одних только вариабельных особей в конце концов должно произойти выравнивание различий, и вместе с этим должна возникнуть новая, хотя и не всегда сильно отклоняющаяся от нормы, постоянная форма.

То, что различные стадии развития вида на самом деле могут быть частично изменчивыми и частично постоянными, и что изменчивый или постоянный характер одной стадии не оказывает влияния на другие стадии, показано следующими примерами, которые в то же время хорошо приспособлены для того, чтобы пролить свет на причины изменчивости, и, таким образом, рассчитаны на то, чтобы внести вклад в решение основной проблемы, с которой связано данное исследование.

Когда на следующих страницах я говорю о*изменчивости*, я не имею в виду появление местных разновидностей или вариации, которые происходят с течением времени, но я имею в виду высокую степень индивидуальной изменчивости — значительные колебания признаков у особей одного и того же района или одного и того же выводка. С другой стороны, я считаю вид постоянным, когда особи из небольшого или крупного района отличаются друг от друга лишь в очень незначительной степени. Постоянными формами также обычно, но не неизменно, являются такие, которые бедны местными разновидностями, в то время как изменчивыми формами являются те, которые богаты такими вариациями. Поскольку термины “переменный” и “постоянный” являются лишь относительными, я ограничусь самыми крайними случаями, теми,

в которых индивидуальные особенности колеблются в очень широких или очень узких пределах.

Поскольку не было доступно никаких наблюдений за степенью изменчивости, проявляемой видом на различных стадиях его развития, я был вынужден прибегнуть к моим собственным, по крайней мере, в том, что касается личиночной и куколочной стадий, в то время как для имагинальной стадии обширный опыт моего уважаемого друга доктора Штаудингера оказал мне существенную услугу.

Давайте в первую очередь ограничим наше внимание тремя основными формами, которые представляет каждый чешуекрылый, а именно. личинка, куколка и имаго. Что касается постоянства илиизменчивости этих трех форм, то мы фактически находим в природе все комбинации, которые теоретически мыслимы.

(1.) Существуют виды, которые обладают высокой степенью постоянства на всех трех стадиях, такие, например, как *Limenitis Camilla*, *Pieris Brassicae*,171 *Sphinx Ligustri* и *Euchelia Jacobae*.

(2.) Существуют виды, демонстрирующие высокую степень изменчивости на всех трех стадиях. Этот случай, должно быть, редкое явление, поскольку я могу привести только *Araschnia Prorsa-Levana*, факт, который вытекает из того обстоятельства, что стадия куколки, как правило, но редко изменчива.

(3.) Существуют виды, которые изменчивы на двух стадиях и постоянны на третьей. К этому классу, например, принадлежит*Smerinthus Tiliae*, личинка и имаго которого очень изменчивы, в то время как куколка довольно постоянна. То же самое происходит с *Lasiocampa Pini*, хорошо известной пихтовой молью. Многие бабочки демонстрируют то же явление в других комбинациях, таких, например, как*Vanessa Urticae* и *Полихлорос*, у которых личинка и куколка очень изменчивы, а имаго очень постоянны. В меньшей степени то же самое относится и к *Vanessa Atalanta*, в то время как у *Pieris Napi* куколка и имаго изменчивы, а гусеница удивительно постоянна, то же самое относится и к местной форме *Bryoniae*, которую, согласно моей теории, следует рассматривать как родительскую форму *Napi* (см. Часть I. настоящего тома).

(4) Существуют виды, которые постоянны на двух стадиях и изменчивы только на третьей. Таким образом, можно найти несколько видов, у которых личинка и куколка постоянны, а имаго изменчивы. Так обстоит дело с*Saturnia Yamamai*, имаго которой, как хорошо известно, обладают бесчисленными оттенками окраски, варьирующимися от светло-желтого до серовато-черного, в то время как у зеленой гусеницы наблюдаются лишь незначительные индивидуальные различия в маркировке и практически нет различий в окраске. Куколка этого вида довольно постоянна.*Arctia Caja* и *Hebe*, а также *Chelonia Plantaginis* принадлежат к этой же категории.

Существует очень большое количество видов, которые обладают очень постоянными формами и куколками, но чрезвычайно изменчивыми личинками. Мне известны следующие случаи:— *Звездчатая крупноглазка*, *Фуциформис* и *Бомбилиформис*; *Chærocampa Elpenor*, *Celerio* и *Nerii*; *Deilephila Galii*, *Livornica*, Hübn., *Hippophaës*, *Vespertilio* и *Zygophylli*; *Извилистый сфинкс*; *Ахеронтия Атропос*; *Смеринт Глазчатый* и *Тилии*; *Callimorpha Hera*; *Кукуллия Вербасци* и *Скрофулярии*.

Случаи, когда изменчивость полностью зависит от куколки, в то время как личинка и имаго чрезвычайно постоянны, являются большой редкостью. *Показательным примером является Ванесса Ио*, куколка которой светло- или темно-коричневая, или ярко-золотисто-зеленая, в то время как на двух других стадиях едва ли можно встретить какие-либо светлые оттенки цвета или вариации в очень сложной маркировке.

Таким образом, факты подтверждают приведенную выше точку зрения о том, что отдельные стадии развития изменяются независимо - что изменение, происходящее на одной стадии, не оказывает влияния на предшествующую и последующую стадии. Если бы это было не так, ни одна стадия не могла бы стать переменной без того, чтобы таковыми не стали все остальные стадии. Существовала ли корреляция между личинками, куколками и имаго такой природы, что каждое изменение личинки влекло за собой соответствующее изменение имаго, как только большое количество личиночных признаков стало изменчивым (*m.e.* Как только эта стадия стала изменчивой), большое количество имаго-признаков обязательно также стало бы изменчивым (*m.e.* эта стадия также стала бы соответственно изменчивой).

Существует еще одно толкование, которое, возможно, можно было бы попытаться сделать с точки зрения старого учения о видах. Можно было бы сказать, что особым свойством определенных личиночных или имагинальных отметин является изменчивость, в то время как другие постоянны, и поскольку личиночные и имагинальные отметины вида обычно довольно различны, легко может случиться, что бабочка, обладающая отметинами, обладающими свойством постоянства, может принадлежать гусенице с переменными отметинами.

В основе этого возражения лежит доля истины, поскольку верно, что различные формы отметин, встречающиеся у чешуекрылых, по-видимому, достигают разной степени постоянства. Если мы говорим о постоянстве или изменчивости вида, этим выражениям придается различное значение в зависимости от того, *например,* мы имеем дело с видом *сфинкса* или видом *Арктии*. То, что во втором случае было бы оценено как высокая степень постоянства, в первом было бы воспринято как значительная степень изменчивости. В связи с вопросом о причинах постоянства интересно отметить, что способность любой формы маркировки достигать высокой степени постоянства ни в коем случае не обратно пропорциональна сложности маркировки, как можно было бы ожидать*априори*.

Таким образом, виды *Sphinx* и родственных родов обладают на своих передних крыльях, окрашенных преимущественно смесью тускло-серого, белого и черного, чрезвычайно сложным расположением линий, которые у постоянных видов демонстрируют высокую степень однородности: с другой стороны, клетчатые передние крылья наших *Arctiidae*, которые обозначены гораздо грубее, всегда демонстрируют, даже у самых постоянных видов, хорошо заметные индивидуальные различия. Поэтому различные типы маркировки должны измеряться по разным стандартам.

Но, соглашаясь с этим, мы решительно опровергаем утверждение о том, что постоянство и изменчивость являются неотъемлемыми свойствами определенных форм маркировки.

Это рассуждение основано на простом факте, что данный тип маркировки включает как виды с большим постоянством, так и с (относительно) большой изменчивостью.

Таким образом, передние крылья *Sphinx Ligustri* и *S. Convolvuli* чрезвычайно постоянны, в то время как у очень похожего *Anceryx (Hyloicus) Пинастрий* чрезвычайно разнообразен. Точно так же *Deilephila Euphorbiae* известна своей большой изменчивостью окраски и маркировки, в то время как *D. Galii*, который настолько близок к этому виду, что его иногда путают с ним, обладает высокой степенью постоянства, и, кроме того, корсиканский и сардинский*D. Dahlii* очень изменчив. Среди семейства *Arctiidae*, *Callimorpha Hera* и альпийская *Arctia Flavia* являются примерами постоянства, в то время как *A. Caja*, который настолько похож на последний вид, в целом настолько изменчив, что два совершенно идентичных экземпляра едва ли можно найти вместе.

Можно показать, что то же самое справедливо и для маркировки гусениц. Таким образом, личинка*D. Dahlii* демонстрирует очень значительную изменчивость, в то время как личинка *D. Galii* очень постоянна в маркировке (без учета основного цвета). Точно так же личинка *Vanessa Urticae* очень изменчива, а личинка *V. Antiopa* очень постоянна и т.д.

Большие различия в отношении постоянства или изменчивости, которые проявляются на разных стадиях развития одного и того же вида, должны, следовательно, находить свое объяснение в другом месте, а не в типе самой маркировки. Объяснение должно быть найдено в том обстоятельстве, что каждая стадия изменяется независимо от других и в разные периоды может вступать в новую фазу изменчивости.

В преддверии этого мы переходим к главному вопросу: Вызваны ли изменения внутренними или внешними причинами? является ли это физической природой организма, которая вынуждена самопроизвольно перестраиваться по прошествии определенного периода времени? или такая модификация происходит только тогда, когда она прямо или косвенно вызвана внешними условиями жизни?

В рассматриваемых нами случаях факты, несомненно, указывают на полную зависимость преобразований от внешних условий жизни.

Независимое проявление изменчивости на отдельных стадиях метаморфозы можно, однако, рассматривать только как кажущееся. Все же можно попытаться приписать изменения чисто внутренней причине,*m.e.*филетической жизненной силе, предположив, что последняя действует периодически таким образом, что сначала одна, а затем и последующие стадии становятся изменчивыми, пока, наконец, не трансформируется весь вид.

На это мало что можно сказать в ответ, если мы однажды примем прибежище у совершенно неизвестных сил, действие которых можно произвольно считать либо постоянным, либо периодическим.

Но если допустить, что такая преобразующая сила существует и действует периодически, изменчивость всегда должна проходить через различные стадии в фиксированном направлении, подобно волне на поверхности воды — имаго, куколка и личинка, или личинка, куколка и имаго должны *последовательно* становиться изменчивыми. Случаи, подобные случаю с *Araschnia Prorsa*, в котором все три стадии изменчивы, безусловно, могут быть объяснены таким образом, но те случаи, в которых личинка и имаго чрезвычайно изменчивы, а куколка совершенно постоянна, совершенно необъяснимы с этой точки зрения.

Последнее, однако, может быть очень просто объяснено, если мы предположим, что изменения зависят от внешних воздействий. С этой точки зрения мы не только видим, как возможно, чтобы промежуточная стадия оставалась незатронутой изменениями, которые затрагивают две другие стадии, но мы также можем понять, почему именно стадия куколки должна так часто играть эту роль. Если мы спросим, почему большинство куколок постоянны и относительно, но очень слабо изменчивы, ответ будет найден в фактах, что все куколки, которые остаются скрытыми в земле или внутри растений (*Sesiidae*), или которые защищены прочными коконами, демонстрируют полное постоянство, в то время как сколько-нибудь значительная степень изменчивости наблюдается только у тех куколок, которые подвешены или открыто выставлены напоказ. Это тесно связано с фактом, на который я обращал внимание ранее,172 а именно, что диморфизм встречается у некоторых куколок, но только у тех, которые открыто выставлены напоказ и которые, следовательно, видны их врагам. Я знаком только с подобными случаями среди куколок бабочек, и точно так же только среди них я обнаружил сколько-нибудь значительную изменчивость.

Факты такого рода указывают на то, что Природа не напрасно забавляется формами, но что, во всяком случае, изменения такого рода являются результатом внешних воздействий. Большая частота изменчивости среди личинок и ее сравнительная редкость у воображаемых также, несомненно, свидетельствует в пользу этой точки зрения.

Уже было показано, что виды с изменчивыми личинками и постоянным воображением чрезвычайно распространены, но виды с постоянными личинками и изменчивым воображением очень редки. Это подтверждает выводы, уже сделанные выше, во-первых, о том, что изменчивость имагоне может быть обязана своим существованием изменчивости личинок, и, во-вторых, что причины, вызывающие изменчивость, влияют на состояние личинок чаще, чем на состояние имаго.

Где же еще можно искать эти причины, как не во внешних условиях жизни, которые так сильно различаются на двух стадиях и которые гораздо более изменчивы для личинки, чем для имаго?

Давайте возьмем виды одного рода, *например* виды *Deilephila*. Воображаемые представители нашего европейского вида — насколько нам известно — все живут совершенно одинаково; все они летают в сумерках,173 отдавая предпочтение одним и тем же цветам и очень часто посещая одни и те же места, так что в местах обитания одного вида почти всегда можно встретить другие, если предположить, что они встречаются в одной местности. Днем они прячутся в похожих местах и подвергаются нападениям похожих врагов.

Совершенно иначе обстоит дело с гусеницами. Они, даже в случае наиболее близкородственных видов, живут в разных условиях, как явствует из того факта, что они питаются разными растениями. Последнее, однако, может привести к изменениям как прямым, так и косвенным образом. Личинки могут приобретать адаптивную окраску и отметины, которые варьируются в соответствии с цветом и структурой пищевого растения; или они могут становиться ярко окрашенными как признак неприятности в тех случаях, когда они несъедобны. С другой стороны, цвет почвы, на которой живут личинки, влияет на их окраску, делая их адаптивными. Определенные привычки гусениц также могут зависеть от природы их пищевых растений. Так,*например, Deilephila Hippophaës* питается только ночью, а днем прячется под мхом и среди листьев у основания пищевого растения; но *D. Euphorbiae* не могла приобрести такой привычки, потому что *молочай Кипариссиас* обычно растет на засушливой почве, бедной

растительностью, и поэтому не дает укрытия, и, более того, потому что гусеница, пока она продолжает питаться, не может и, фактически, никогда не уходит далеко от своего пищевого растения. Привычка прятаться, зарываясь в землю, такая, например, как у *Acherontia Atropos*, не могла быть приобретена *D. Euphorbiae*, потому что это пищевое растение обычно растет на твердой, сухой и каменистой почве.

В дополнение к этим соображениям, враги были бы разными в зависимости от того, питалась ли гусеница растениями, которые образовывали густые заросли, покрывающие большую часть берега (*гиппофеи*), или росла изолированно на сухих холмах и откосах, где трава была скудной или вообще отсутствовала; или, опять же, в зависимости от того, как насекомое, в сочетании с такими местными различиями, питалось днем или приобрело привычку питаться только ночью. Фактически, следует признать, что новые и улучшенные приспособления, или, в более общих чертах, что стимулы к изменениям, когда они зависят от окружающей среды, должны чаще отличаться у личинок, чем у воображаемых существ. Соответственно, мы должны ожидать, что фактическое изменение, или то состояние изменчивости, которое можно рассматривать как инициативу к изменению, чаще встречается у личинок, чем у совершенных насекомых.

Поскольку факты находятся в полном соответствии с результатами этих *априорных* рассуждений, мы также можем рискнуть заключить, что основа рассуждений также верна, а именно предположение, что изменения цвета и маркировки у гусениц, куколок и имагиней являются результатом только внешних воздействий.

Это не следует понимать как означающее, что отдельные стадии личиночного развития также способны изменяться только под действием внешних воздействий. Личиночные стадии коррелируют друг с другом, как уже было показано (см. Предыдущее эссе): новые признаки возникают у взрослой гусеницы на последней стадии, а затем постепенно передаются обратно на более молодые стадии совершенно независимо от внешних воздействий, причем этот спад полностью вызван законами корреляции. Естественный отбор здесь оказывает лишь второстепенное действие, поскольку он может ускорить или замедлить этот перенос, в зависимости от того, выгодны или невыгодны новые признаки для более молодых стадий.

Теперь, поскольку значительные индивидуальные различия проявляются при первом приобретении нового признака в отношении быстроты и полноты, с которой индивиды приобретают такой признак, то же самое должно произойти и при переносе улучшения, приобретенного на последней стадии, на следующую, более молодую стадию. Новый характер приобретался бы разными индивидами в разной степени и с разной скоростью — ему пришлось бы, в определенной степени, бороться со старшими персонажами сцены; короче говоря, более молодая стадия стала бы изменчивой.

Изменчивость такого рода вполне можно было бы обозначить как *вторичную*, в отличие от *первичной* изменчивости; последняя (первичная) зависит от неодинаковой реакции отдельных организмов на внешние воздействия, первая (вторичная) является результатом неодинаковой силы и скорости действия врожденных законов роста, управляющих организмом. В обоих случаях может иметь место одинаковая чрезмерная изменчивость, но причины, вызывающие эту изменчивость, различны.

Таким образом, различные стадии личиночного развития часто демонстрируют независимую изменчивость, аналогичную стадиям куколки или имагинальной стадии, поскольку они могут демонстрировать индивидуальную изменчивость, в то время как другие стадии развития остаются постоянными. Однако эта видимость независимой изменчивости на разных стадиях личиночного развития на самом деле обманчива — на самом деле мы имеем здесь своего рода волну изменчивости, которая проходит вниз по стадиям развития, постепенно ослабевая и, наконец, полностью угасая.

В соответствии с этим мы очень часто обнаруживаем, что только последняя или две последние стадии изменчивы, в то время как более молодые стадии постоянны. Так, у *Macroglossa Stellatarum*личинки постоянны на первой, второй и третьей стадиях, но становятся изменчивыми на четвертой, а на пятой стадии впервые демонстрируют ту высокую степень изменчивости, которая уже была подробно описана (см.стр. III., Рис. 3-12). Личинки *Ванессы Кардуи* также, согласно моим заметкам, чрезвычайно постоянны на первых четырех стадиях, несмотря на их сложную маркировку, но становятся изменчивыми на пятой стадии, хотя и не в очень большой степени.

У *Smerinthus Tiliae*, *Ocellatus* и *Populi* также наибольшая личиночная изменчивость проявляется только на последней стадии, предыдущие стадии очень постоянны. Эти случаи никоим образом не зависят от того, что маркировка молодых стадий более проста и, следовательно, менее подвержена изменениям. Встречается и обратный случай. Примерно так же, как детеныши тапира и дикой свиньи имеют полосатую окраску, в то время как взрослые животные имеют однотонную окраску, молодые гусеницы *Saturnia Yamamai* имеют продольные черные линии на желтом фоне, в то время как уже на второй стадии на месте этой сложной, но совершенно постоянной маркировки появляется простой зеленый цвет. Если молодые стадии так часто постоянны, это, скорее, зависит от того факта, что переход нового признака на эти стадии происходит не только постепенно, но и с постоянно убывающей энергией, способом, несколько сходным с физическим движением, скорость которого постоянно уменьшается под действием сопротивления, пока оно полностью не прекращается. Это постоянство младших стадий, кроме того, может быть связано с тем обстоятельством, что символы передавались только тогда, когда они становились фиксированными на последней стадии и,следовательно, больше не изменялись. Перенесенные признаки, таким образом, могли приобрести большую регулярность, *m.e.* меньшую степень изменчивости, чем они обладали при своем первом возникновении. Необходимы обширные исследования в этом особом направлении, если мы хотим открыть точные законы, в соответствии с которыми происходит обратный перенос новых признаков. Только благодаря таким исследованиям мы можем с уверенностью прийти к причинам, определяющим меньшую изменчивость молодых личиночных стадий.

Также может случиться так, что ранние стадии изменчивы, в то время как более поздние стадии постоянны, хотя этот случай, по-видимому, случается реже. Таким образом, гусеницы *Gastropacha Quercifolia* значительно изменяются на второй стадии, но остаются постоянными в более поздний период, и то же самое происходит с *Spilosoma Urticae*, которую на второй стадии можно считать почти диморфной, но которая впоследствии становится постоянной.

Случаи, в которых первая стадия является переменной, по-видимому, встречаются наименее часто. Я знаю только один такой экземпляр, а именно *Anceryx Pinastri*, у которого только что вылупившиеся личинки (Фото VI, рис. 53) демонстрируют значительные различия в

коричневато-черных серповидных пятнах. Вторая (рис. 54), третья и четвертая стадии затем являются относительно постоянными, в то время как пятая стадия снова очень изменчива.

Случай такого рода можно легко объяснить двумя волнами изменений, первая из которых сейчас затрагивает только первую стадию, в то время как вторая только начала влиять на пятую стадию. Такое предположение не противоречит каким-либо теоретическим соображениям, а скорее имеет большую вероятность в свою пользу, поскольку мы знаем, что виды время от времени подвергаются ремоделированию; и, кроме того, что слияние нескольких стадий филетического развития в онтогенезе одного и того же вида (см. стр. 226, развитие рода *Deilephila*) показывает, что при обратном переносе одного признака новые признаки могут появляться на последней стадии онтогенеза, и действительно, очень часто в то время, когда следующий самый молодой признак уже сформировался. еще не был переведен обратно на первый этап.

То, что эта вторичная изменчивость в определенной степени вызвана конфликтом между старыми и новыми признаками, когда последние стремятся подавить первые, показывает гусеница*Saturnia Carpini*, которую я наблюдал в течение многих лет с этой точки зрения и более прекрасной иллюстрации которой я не знаю.

Когда эти личинки покидают яйцо, они черные, но во взрослом состоянии почти ярко-зеленые - по крайней мере, так обстоит дело с местной формой, которую из района в окрестностях Генуи, где она водится, я обозначу как var.*Лигурика*. В то время как эти две крайние стадии развития относительно постоянны, промежуточные стадии демонстрируют изменчивость, которая становится больше по мере приближения к последней стадии, причем это изменение в окраске зависит просто от борьбы между зеленым цветом и унаследованным более древним черным. Таким образом, возникает, особенно на четвертой стадии немецкой местной формы, невероятная смесь самых разнообразных отметин, все из которых, однако, могут быть очень легко объяснены с вышеупомянутой точки зрения.

Более простая и, как я склонен полагать, более древняя форма трансформации представлена нам в местной разновидности *лигурики*. На последней стадии, при длине 7,5 сантиметров, эта форма имеет красивый ярко-зеленый цвет без каких-либо следов черной маркировки174 (Pl. VIII., рис. 77). Цвет шести оранжевых бородавок, расположенных на каждом сегменте, также одинаков у всех образцов, так что эта стадия совершенно постоянна.

Наш немец *С. Карпини* на пятом этапе демонстрирует разные характеры. Это правда, что встречаются отдельные экземпляры, которые полностью зеленые, без какого-либо черного цвета, но они редки; большинство из них обладают более или менее широким черным кольцом, опоясывающим середину каждого сегмента (Pl. VIII., рис. 78 и 79). Те образцы, у которых черное кольцо распалось на большие или маленькие пятна, окружающие основание бородавок, представляют собой промежуточные формы (рис. 80). Таким образом, последняя стадия немецкой локальной формы, в отличие от генуэзской локальной формы, очень изменчива.

Более того, эти две формы отличаются не только тем, что они более или менее продвинуты в филетическом развитии, но и несколькими другими моментами. Поскольку показать, что у вида могут развиться локальные различия только на стадии личинки, представляет большой теоретический интерес, я приведу здесь простые факты.

Различия состоят в том, что генуэзская местная форма проходит пять линек, в то время как немецкая местная форма, как и большинство гусениц, имеет только четыре линьки. Далее, у генуэзской формы светло-зеленый цвет, которым также обладает немецкая форма, на четвертой стадии, когда он однажды появляется, сохраняется до конца личиночного развития, в то время как на пятой стадии немецкой формы этот цвет заменяется тусклым серовато-зеленым (сравнитефиг. 77 и 78). Кроме того, существует очень значительная разница на более ранних стадиях, которая показывает, что процесс филетической трансформации в этих двух формах протекал совершенно независимо. Поскольку борьба между зеленым и черным — сохраняя эту идею — кажется вполне завершенной на последней стадии генуэзской формы, мы должны ожидать, что новый цвет, зеленый, теперь также вторгся бы на более молодые стадии, чем в немецкой форме. Тем не менее, это не так, происходит как раз обратное: черный цвет дольше удерживается в итальянской форме, чем в немецкой.

У генуэзской формы две первые стадии полностью черные, а на третьей стадии впервые появляется оранжево-желтая боковая полоса. У немецкой формы эта полоса появляется на второй стадии, и впоследствии к ней не добавляется, по крайней мере на средних сегментах, желтая кайма, окружающая некоторые бородавки срединного ряда. Однако на третьей стадии желтый цвет (который является лишь предшественником более поздней зеленой окраски) становится еще более распространенным, так что гусеницы часто приобретают оранжевую окраску, при этом некоторые или все бородавки и определенные пятна и полосы являются только черными (фиг. 66 и 68). Бородавки также часто желтые, в то время как основа остается большей частью черной — короче говоря, яркий цвет находится в полной борьбе с черным, и результатом этого конфликта является бесконечная серия вариаций, в то время как на соответствующей стадии генуэзской формы преобладает почти полное постоянство.

Это постоянство сохраняется и на следующей (четвертой) стадии, гусеница по-прежнему темно-черная, только желтая (сернистого цвета) боковая полоса, которая теперь стала ярче, указывает на грядущее изменение (рис. 67). Это происходит на пятой стадии, когда основной цвет внезапно становится ярко-зеленым, а черный остается максимум лишь в виде следов на передних краях сегментов.

Это та же маркировка, что и на четвертой стадии немецкой формы, только в этом случае особи, совершенно лишенные черного цвета, не встречаются. У многих экземпляров действительно черный формирует основной цвет, зеленый появляется только в определенных пятнах (рис. с 71 по 75); в других преобладает зеленый, и эти две крайности соединены бесчисленными промежуточными формами, так что эту стадию следует рассматривать как наиболее изменчивую из всех.

Шестая стадия генуэзской и пятая немецкая формы уже сравнивались. Результаты можно свести в таблицу следующим образом:—

A. Немецкая форма. B. Генуэзская форма.

Стадия I. 9 дней. Черный; постоянный. 9 дней. Черный; постоянный.

Стадия II. 8 дней. Черный, с оранжево-желтой боковой полосой; изменчивый. Черный с

желтизной; очень изменчивый. 11 дней. Черный; постоянный.

Стадия III. 5 дней (в некоторых случаях до 16 дней). 12 дней. Черный, с оранжево-желтыми боковыми полосами; постоянный.

Стадия IV. 16 дней (в некоторых случаях только 5 дней). Смесь ярко-зеленого и черного; очень изменчив. 6 дней. Черный, с ярко-желтоватой боковой полосой; постоянный.

Стадия V. 6 дней (часто дольше). Темно-зеленый, с черными полосами или без них; переменный. 6 дней. Ярко-зеленый, с небольшими следами черного; изменчивый.

Стадия VI. Окукливание. 18 дней. Ярко-зеленый, без какого-либо черного; постоянный.

Стадия VII. Окукливание.

Из этого сравнения мы видим, что процесс трансформации, по крайней мере, предварительно завершился в генуэзской форме. Почему обратный перенос новоприобретенного характера на молодые стадии еще не произошел или, по крайней мере, почему он не продолжается, не выясняется; также нельзя сказать, произойдет ли это позже, хотя мы можем рискнуть предположить, что так оно и будет. На первый взгляд, для того, чтобы единственная стадия V., которая все еще находится в состоянии флуктуации (переменной), стала постоянной, как и все другие стадии, требуется относительно короткое время.

О том, что трансформация все еще идет полным ходом в немецкой форме, свидетельствует тот факт, что в этом случае все стадии изменчивы, за исключением первой — вторая стадия изменчива лишь в малой степени, третья — в гораздо большей степени, а четвертая - в высшей степени, в то время как пятая и последняя стадия снова менее изменчива, - так что наибольшая борьба между старыми и новыми признаками происходит на четвертой стадии.

Среди бесчисленных вариаций, представленных этой последней стадией, можно выделить полный ряд переходных форм, которые демонстрируют постепенное завоевание черного зеленым и, таким образом, шаг за шагом указывают направление, по которому пошел последний цвет.

У самых черных экземпляров нет ничего зеленого, кроме боковой (инфраспиракулярной) линии, которая на предыдущей стадии была желтой, и серповидной полосы у основания средних бородавок вместе с еще меньшим полумесяцем у основания верхних бородавок (фиг. 71 и 81). У более светлых образцов эти пятна удлиняются и приближаются так, что остаются только узкие черные перемычки, при этом добавляется третье пятно у заднего края бородавок (фиг. 72 и 82). Затем три пятна расширяются во все стороны, еще долгое время оставляя узкие черные линии на границах, к которым привел их рост. Таким образом, на зеленом грунте часто образуются настоящие знаки, похожие на иероглифы (Рис. 85 и 86). Наконец, черное исчезает с переднего края и уменьшается по средней линии спины, где оно все еще частично остается в виде Т-образной фигуры (фиг. 73 и 74), хотя в других местах обычно заменяется зеленым, за исключением небольших остатков.

Один момент долгое время оставался для меня необъяснимым, а именно изменение светло-зеленого цвета на темно-серо-зеленый, которое появилось на последнем этапе в связи с полным изменением черной маркировки.

Предположив, что новые признаки фактически приобретаются только на последней стадии и что с нее они передаются на более молодые стадии, мы должны ожидать, что на последней стадии полностью будут развиты те же окраска и отметины, которые более или менее неполно проявляются на четвертой стадии. Теперь, поскольку тенденция развития к удалению черного и преобладанию зеленого — если мы можем таким образом рискнуть выразить это — очевидна на четвертой стадии, мы можем ожидать найти на пятой стадии ярко-зеленый основной цвет, либо без какой-либо примеси черного, либо с такими черными пятнами и прожилками, которые сохранились на четвертой стадии как остатки первоначального основного цвета. Но вместо этого пятая стадия имеет темно-зеленый цвет и более или менее развитую черную маркировку, которая никоим образом не может быть получена из четвертой стадии.

Местная генуэзская форма, наблюдавшаяся в прошлом году, впервые дала мне объяснение в той степени, в какой в этой форме последняя стадия на самом деле является лишь потенциальной предпоследней стадией, или, более правильно выражаясь, те же признаки, которые в настоящее время отличают последнюю стадию этой формы, уже более или менее полностью перенесены на предпоследнюю стадию.

Кажущееся парадоксальным поведение немецкой формы можно объяснить, предположив, что до того, как чистый ярко-зеленый цвет был полностью перенесен на предпоследнюю стадию, на последней стадии произошло дальнейшее изменение: зеленый основной цвет стал темнее, и образовались черные поперечные полосы. Маркировка последней стадии тогда рассматривалась бы как обратная маркировке предыдущей стадии; отсутствие черного цвета означало бы более старые, следующие по порядку простые черные пятна у основания бородавок, а соединенная черная поперечная полоса - наиболее продвинутую стадию развития.

Верно ли это объяснение, и если да, то какие причины вызвали второе изменение, возможно, будет выяснено в будущем путем сравнения с онтогенезом других*Saturniidae*; тем временем это объяснение получает поддержку с другой стороны - поведением местной формы генуэзцев. Если последняя стадия немецкой формы действительноснова начала подвергаться повторному моделированию, то эта разновидность продвинулась в филетическом развитии дальше, чем генуэзская форма; и это полностью соответствует теории, согласно которой у первой светлый цвет (оранжевый рассматривается как предварительный перед превращением в зеленый) уже был перенесен на вторую стадию, в то время как у генуэзской разновидности даже на четвертой стадии проявляются только первые зачатки преобразования цвета.

Генуэзская форма является в определенной степени промежуточной между немецкой формой *Saturnia Carpini* и почти родственным *S. Spini*, видом, обитающим в Восточной Германии. У этого последнего личинки, даже во взрослом состоянии, полностью черные с желтыми бородавками. Следовательно, эта форма гусеницы должна рассматриваться как филетически старейшая, и это очень хорошо согласуется с характером мотылька, который существенно отличается от*S. Carpini* только тем, что не является половозрелым диморфизмом. У *Carpini* самец обладает гораздо более яркой окраской, чем самка, причем последняя настолько полностью совпадает с самкой *Spini*, что ее с трудом можно отличить от нее, особенно в случае несколько более

крупных южноевропейских особей последнего вида. Теперь, поскольку более простая окраска самки в любом случае должна рассматриваться как исходная форма, мы должны рассматривать *Spini*, оба пола которых обладают такой окраской, как филетически более древнюю форму, а *Carpini*, самец которого стал иначе окрашен, следует рассматривать как более молодой тип. Это полностью соответствует характеру личинок.

Здесь я должен упомянуть, что я также задавал себе вопрос, связаны ли вариации различных личиночных стадий друг с другом как причина и следствие — не могли ли самые легкие особи пятой стадии быть также самыми легкими особями третьей и четвертой стадий.

Такая взаимосвязь очевидна только между третьей и четвертой стадиями; самые темные личинки третьей стадии становятся более темными разновидностями четвертой стадии, хотя верно, что более светлые формы третьей стадии иногда также становятся темными разновидностями на четвертой стадии. Между четвертой и пятой стадиями едва ли можно распознать какую-либо связь такого рода. Таким образом, самые темные разновидности четвертой стадии иногда становятся самыми светлыми формами пятой стадии, тогда как в других случаях из самых светлых особей четвертой стадии возникают все возможные модификации пятой стадии. Дальнейшие подробности могут быть опущены: отрицательный результат не может вызвать удивления, поскольку это необходимое следствие продолжения пересечения, которое должно иметь место.

Таким образом, мы видим, что три основные стадии развития (личинка, куколка и имаго) на самом деле изменяют окраску независимо друг от друга, однако отдельные стадии личиночного развития находятся в большей зависимости друг от друга и связаны таким образом, что новый признак не может быть добавлен к последней стадии, не будучи перенесенным с течением времени на предыдущую стадию, а в более поздний период с нее снова даже на самую молодую стадию, при условии, что его перенос не был предварительно задержан неизвестными противодействующими силами. Однако по этому последнему пункту имеющиеся в настоящее время факты не позволяют принять какого-либо определенного решения.

Но почему отдельные личиночные стадии ведут себя в этом отношении совершенно иначе, чем основные стадии всего развития? почему первые так точно коррелируют, в то время как вторые - нет? Если новые признаки имеют общую тенденцию переноситься на более молодыеонтогенетические стадии, почему новые образные признаки не передаются сначала куколке, а затем личинке?

Ответ на эти вопросы найти недалеко. Чем больше две стадии вида различаются по структуре, тем меньше становится возможной корреляция; чем ближе две стадии морфологически связаны, тем сильнее становится действие корреляции. Легко представить, что чем больше две последующие стадии отклоняются в структуре и образе жизни, тем менее возможным становится переход персонажей из одной в другую. Как возможно, например, что новый признак в хоботке или на крыльях бабочки может быть передан гусенице? Если бы такая корреляция существовала, она могла бы проявиться только в том, что какая-то другая часть гусеницы изменилась в соответствии с изменением хоботка или крыльев бабочки. То, что это не так, на мой взгляд, было убедительно показано всеми предыдущими соображениями, касающимися независимой изменчивости основных стадий метаморфозы.

Более того, существует бесконечное количество фактов, доказывающих независимость отдельных стадий развития, — я имею в виду многочисленные явления, представленные самой метаморфозой. Одного существования той формы развития, которую мы обозначаем как метаморфозу, достаточно, чтобы неопровержимо доказать, что отдельные стадии способны изменяться независимо друг от друга в самой замечательной степени.

Если мы теперь зададимся вопросом: как возникла так называемая “полная” метаморфоза насекомых?ответ может быть только таким: путем постепенного приспособления различных стадий развития к условиям жизни, которые постоянно все больше и больше отклоняются друг от друга.175

Но если отдельные стадии постэмбрионального развития могут в конце концов достичь такого полного разнообразия строения, как у личинки и имаго, путем постепенной адаптации к постоянно меняющимся условиям жизни, это показывает, что признаки, приобретенные на отдельных стадиях, всегда передаются только тем же стадиям следующего поколения, в то время как другие стадии остаются при этом без влияния. Это зависит от той формы наследственности, которую Дарвин назвал “наследованием в соответствующие периоды жизни”, а Геккель - “гомохронной наследственностью”.

II.
Совпадает ли форма личинки с формой имаго?

Установив, таким образом, независимость в изменчивости отдельных стадий метаморфоза, я перейду теперь к рассмотрению вопроса о том, насколько параллелизм проявляется в филетическом развитии этих стадий. Существует ли полное соответствие формальных отношений между личинками, с одной стороны, и воображаемыми существами, с другой? согласуется ли классификация, основанная на морфологии воображаемых, с классификацией, основанной на морфологии личинок, или нет?

Если, согласно Клаусу,176 мы разделим отряд чешуекрылых на шесть больших групп семейств, то сразу станет ясно, что эти группы, которые изначально были основаны исключительно на имагинальных признаках, никоим образом не могут быть столь ясно и резко определены личиночными признаками.

Это, безусловно, относится к *Геометрам*, у личинок которых всего десять ног, и поэтому они развиваются с тем своеобразным “петляющим” движением, которое поражает даже непосвященных. Эта группа, которая очень мала, однако, является единственной, которая может быть основана на морфологии личинок; она включает только два близкородственных семейства (*Phytometridae* и *Dendrometridae*), и пока не решено, не следует ли их объединить в одну группу, включающую семейные признаки всех “петлителей”.

Ни группа микрочелюстокрылых, ни *Noctuina*, *Bombycina*, *Sphingina* и *Rhopalocera*не могут быть систематически основаны на личиночных признаках. Некоторые из этих групп действительно

определены, но нечетко, и даже в воображении нет общих характеристик, по которым эти группы можно было бы четко отличить.

Это хорошо демонстрируют *Rhopalocera*, или бабочки. Эти насекомые в своих больших и обычно ярко окрашенных крыльях, которые обычно держатся вертикально в состоянии покоя, и в своих складчатых усиках обладают признаками, которые больше нигде не встречаются в сочетании друг с другом и которые, таким образом, составляют их резко очерченную группу.177 Гусеницы, однако, демонстрируют совершенно иное положение дел. Хотя личиночное строение столь характерно для отдельных семейств бабочек, эти "личиночные семейства" не могут быть объединены в более крупную группу какими-либо общими признаками, и "*Rhopalocera*" никогда бы не были установлены, если бы были известны только личинки. Это правда, что у всех у них шестнадцать ног, что у них никогда не бывает сфинксоподобных рогов и что они редко бывают волосатыми, как в случае со многими *бомбицидами*,178 но эти общие *отрицательные* признаки встречаются и в совершенно разных группах.

Следовательно, у бабочек не существует совершенного соответствия формальным отношениям, поскольку воображаемые составляют одну большую группу более высокого порядка, в то время как личинки могут формироваться только в семейства. Если допустить, что общие признаки бабочек зависят от их происхождения от общего предка, то воображаемые должны были сохранить определенные общие признаки, которые позволяют признать их союзниками, в то время как личинки не сохранили таких признаков с того периода, когда семейства разделились.

Не вдаваясь сейчас в причины этих явлений, я перейду к рассмотрению дальнейших фактов, а теперь перейду к исследованию обоих форм взаимоотношений внутри семей. Здесь не может быть никаких сомнений в том, что в подавляющем большинстве случаев филетическое развитие протекало с очень близким параллелизмом на обеих стадиях; личиночные и имагинальные семейства почти полностью совпадают.

Таким образом, в рамках группы *Rhopalocera* имеется ряд семейств, которые с равным успехом допускают, что их происхождение основано на строении личинки или имаго, и в которых личинки и имаго, следовательно, в одинаковой степени отличаются друг от друга. Так обстоит дело, например, с семействами *Pieridae*, *Papilionidae*, *Danaidae* и *Lycænidae*.

Но есть также семейства, границы которых были бы совсем иными, если бы в основу классификации были положены личинки, а не бабочки, как это делалось ранее. К этой категории относится подсемейство*Nymphalinæ*. Здесь также действительно преобладает очень характерная форма гусеницы, но она встречается не во всех родах, заменяясь у некоторых совершенно иной формой личинки.

В последнем каталоге суточных чешуекрылых, составленном Кирби (1871), в это семейство включено 112 родов. Из них большинство личинок обладают одним или несколькими рядами шипов на большинстве или на всех сегментах - признак, который при таком расположении не встречается ни в одном другом семействе.

Этот признак заметен у родов 1-90, если из тех родов, о которых известны личинки, мы можем сделать вывод относительно их союзников. Я знаком с личинками рода 2, *Agraulis*, Буазд. (*Dione*, Hübn.); из рода 3, *Cethosia*, Fabr.; 10, *Atella*, Dubl.; 12, *Argynnis*, Fabr.; 13, *Melitae*,179 Fabr.; 19, *Araschnia*, Hübn.; 22, *Vanessa*, Fabr.; 23, *Pyrameis*, Hübn.; 24, *Юнония*, ок.; 31,*Эрголис*, Буэнос-Айрес; 65, *Гиполимнас*, ок. (*Diadema*, Boisd.); 77, *Limenitis*, Fabr.; 81, *Neptis*, Fabr.; 82, *Athyma*,

Westw.; и, наконец, с представителями рода 90, *Euthalia*, Hübn. — которые, согласно рисункам Хорсфилда, обладают только двумя рядами шипов, они удивительно длинные и изогнутые и окаймляют обе стороны. Можно с уверенностью предположить, что промежуточные роды согласились бы обладать этим важным признаком личинок-нимфалид, а именно шипами.

После рода 90 есть еще 22 рода, и они бесхребетные, по крайней мере, в случае двух главных родов, 93,*Apatura*, и 104, *Nymphalis*. Об остальном я не знаю ни цифр, ни описаний.180 В двух названных родах личинки снабжены двумя или более похожими на позвоночник щупальцами на голове, а последний сегмент заканчивается вилкообразным отростком, направленным назад. Тело в остальном гладкое, а также отличается по форме от тела личинок других *нимфалин*, оно самое толстое в середине и сужается спереди и сзади; форма также не цилиндрическая, а несколько уплощенная и слизевидная. Следовательно, если бы мы распределили этих бабочек по личинкам, а не по представлениям, эти два рода и их союзники образовали бы отдельное семейство и не могли бы оставаться связанными с 90 другими нимфалидными родами.

Здесь мы имеем случай *несоответствия*; имажины родов 1-90 и 91-112 более близки, чем их личинки.

С другой стороны, возникает аналогичное разногласие. Личинки родов *Apatura* и *Nymphalis* очень похожи по форме тела и раздвоенному хвостовому придатку на гусениц другого подсемейства бабочек, *Satyrinae*, в то время как их воображение отличается главным образом от воображения представителей последнего подсемейства отсутствием расширения определенных жилок на передних крыльях, что является существенным признаком *Satyrinae*.

Это двойное расхождение также было замечено теми систематиками, которые принимали во внимание форму гусеницы. Таким образом, Моррис181 попытался включить роды *Apatura* и *Nymphalis* в семейство *Libytheidae*, поместив последнее как переходное от*Nymphalidae* к *Satyridae*. Но хотя образы родов *Apatura*, *Nymphalis* и *Libythea* могут быть наиболее тесно связаны — как я полагаю, они есть на самом деле, — личинки сильно отличаются друг от друга, по крайней мере, так же, как личинки *Apatura* и *Nymphalis*, от остальных *Nymphalinae*.

Теперь, если бы мы могли безопасно выделить *Apatura* и *Nymphalis* в отдельное семейство — расположение, которое, по оценке Штаудингера,182 верно —и если бы это было интерполировано между*Satyridae* и *Nymphalidae*, такое расположение могло бы основываться только на личиночном строении, а строение imagines, таким образом, осталось бы неучтенным, поскольку для этих двух родов нельзя найти никаких других общих признаков, кроме тех, которыми они обладают совместно с Nymphalidae. другие роды нимфалид.

Императорские бабочки (*Apatura*), судя по глазкам на их передних крыльях, определенно наводят нас на мысль о *Satyrinae*, у которых такие пятна присутствуют всегда; но этот признак не встречается в роде*Nymphalis*, а также отсутствует у большинства других родов этой группы. Род *Apatura* демонстрирует, кроме того, поразительное сходство в окраске крыльев с чисто нимфалидным родом *Limenitis*, и поэтому те систематики, которые относят этот род к тому же семейству, помещают его в ближайшую близость к *Limenitis*. Это сходство не может зависеть от мимикрии, поскольку не только тот или иной, но и *все* виды двух родов обладают сходной маркировкой; и далее, поскольку сходство маркировки само по себе не составляет мимикрии, необходимо также добавить сходство в окраске. Род *Limenitis* на самом деле содержит случай имитации, но в совершенно другом направлении; об этом будет рассказано позже.

Следовательно, нельзя отрицать, что в этом случае личинки демонстрируют различные отношения к воображаемым.

Если “естественная” система является выражением генетического родства живых форм, то в этом и подобных случаях возникает вопрос о том, следует ли больше доверять личинкам или воображаемым — или, выражаясь более научной фразеологией, какому из двух унаследованных классов признаков удалось сохраниться наиболее отчетливо и полностью, и какой из них, благодаря своему родству по форме, допускает наиболее отчетливое признание кровного родства, или, наоборот, какой наиболее сильно отличался от предковой формы? Решение в единичных случаях не может не быть трудным и даже на первый взгляд кажется невозможным; тем не менее, к нему придут в большинстве случаев, как только можно будет точно установить онтогенез личинки, а следовательно, и часть филогенеза этой стадии.

Как у *Rhopalocera*, большинство семейств демонстрируют полное соответствие в отношении формы гусениц и совершенных насекомых, так и у большинства семейств, принадлежащих к другим группам. Таким образом, два родственных семейства группы *Sphingina* также могут быть очень хорошо охарактеризованы по их личинкам;183 как *Sphingidae*, так и *Sesiidae* обладают повсюду характерной формой личинки.

Из группы *Bombycina* семейство *Saturniidae* обладает толстыми цилиндрическими гусеницами, сегменты которых покрыты определенным количеством шишковидных бородавок. Это правда, что два рода этого семейства (*Endromis* и *Aglia*) лишены этих характерных бородавок, но образы этих родов также демонстрируют обширные и общие отличия от образов других родов. Фактически, на основе этих родов уже было создано отдельное семейство (*Endromidae*, Boisd.). Таким образом, конгруэнтность при этом не нарушается.

Так же и семейства *Liparidae*, *Euprepiidae* и *Lithosiidae* кажутся резко очерченными у обеих форм; и сходные семейства встречаются также под названием *Noctuina*, хотя в этой группе выделение семейств представляет большие трудности из-за близкого родства родов и всегда до некоторой степени произвольно. Важно, однако, что именно переходные семейства представляют промежуточные формы как в виде личинок, так и в виде воображаемых.

Такой пример предлагает *Acronyctidae*, семейство, принадлежащее к группе *Noctuina*. Представленные здесь гусеницы в определенных чертах приближаются к группе *Bombycina*; и их личинки, густо покрытые волосками, также обладают характеристиками многих гусениц этой группы.184

Вторая иллюстрация представлена семейством*змееносцев*, которое все систематики до сих пор относят к *ночным змеям*, однако его близость к *Geometrina* проявляется в том, что оно расположено в конце *Ночной змеи*. Широкие крылья и узкие тела этих мотыльков действительно напоминают нам внешность “геометров”; и личинки, как и воображаемые, обнаруживают поразительное сходство с личинками *Geometrina*, за исключением отсутствия передних брюшных ножек. По этой причине Хюбнер в своей работе о гусеницах назвал виды этого семейства “*Полугеометрическими*”.

Все эти случаи демонстрируют полное соответствие в двух видах отношений формы; но исключения не лишены смысла. Таким образом, семейство *Bombycidae*, безусловно, никогда

бы не сформировалось, если бы учитывалось только строение личинок, поскольку, в то время как роды *Gastropacha*, *Clisiocampa*, *Lasiocampa*, *Odonestis* и их союзники густо покрыты короткими шелковистыми волосками, расположенными очень характерным образом, гусеницы рода *Bombyx*, к которому принадлежит обыкновенный тутовый шелкопряд, *B. Mori*, , совершенно голые и похожи на многих гусениц-сфинксов (*Chærocampa*). Являются ли представители родов, объединенных в это семейство, по крайней мере морфологически, столь же неодинаково связанными, как и их личинки? Правильно ли объединять их в одно семейство - вопрос, который здесь неуместен; нас сейчас интересует только тот факт, что эти две стадии связаны по форме в очень разной степени.

Особенно поразительный случай неконгруэнтности представляет семейство *Notodontidae*, под которым Боисдувал, в зависимости только от имагинальных признаков, объединял роды, личинки которых отличались в очень значительной степени. В работе О. Уайльда о гусеницах это семейство по этому поводу совершенно правильно охарактеризовано следующим образом: “Личинки различных форм, голые или с тонкими волосками, с шестнадцатью или четырнадцатью ножками”.185 Фактически во всем отряде чешуекрылых едва ли можно найти связанных вместе таких разнообразных личинок, которые здесь объединены в одно семейство имаго; с одной стороны, короткие цилиндрические гусеницы рода *Cnethocampa*, Steph. (*C. Processionea*, *Pithyocampa*и др.), которые покрыты тонкими, ломкими, крючковатыми волосками и очень похожи на личинок *Gastropacha*, с которыми их раньше объединяли; а с другой стороны, есть голые, горбатые и плоскоголовые личинки рода *Harpyia*, оч., с их двумя длинными раздвоенными придатками, заменяющими крайнюю заднюю пару ног, и гусеницы гротескной формы. из родов *Stauropus*, Germ., *Hybocampa*, Linn., и*Notodonta*, Ochs.

Морфологическое соответствие между личинками и воображаемыми наиболее отчетливо проявляется в родах, где это правило почти без исключений. В этом случае мы действительно можем быть уверены, что род или подрод, основанный только на воображении, в соответствии с правильными принципами будет представлять соответствующее различие в личинках. Если бы последние были известны первыми, мы были бы вынуждены сконструировать те же роды, что и те, которые сейчас основаны на структуре воображаемых объектов, и они, благодаря другим обстоятельствам, находились бы в той же степени морфологического родства, что и роды, основанные на воображаемых объектах. Следовательно, существует соответствие в двояком смысле; во-первых, различия между личинками и имагинами любых двух родов одинаково велики, и, во-вторых, общие признаки, которыми обладают эти две стадии, вместе взятые, приводят к тому, что они образуют точно такие же группы, очерченные с одинаковой четкостью; роды полностью совпадают.

Точно так же бабочки подсемейства*Nymphalinae* вполне могут быть разделены на роды по признакам личинок, и они, насколько я могу судить, согласуются с родами, основанными на воображении.

Род *Melitæa*, например, может характеризоваться наличием 7-9 мясистых бугорков с волосатыми шипиками; род *Argynnis* можно отличить по тому, что на каждом сегменте всегда имеется шесть волосатых неразветвленных шипиков, а род *Cethosia* по двум подобным шипикам на каждом сегменте; у рода *Vanessa* иногда бывает до семи разветвленных шипиков; а у рода *Limenitis* никогда не бывает более двух разветвленных тупых шипиков на каждом сегменте, и так далее. далее. Если мы углубимся в детали, то увидим, что наиболее

близкородственные образы, как и следовало ожидать, также обладают наиболее близкими личинками, в то время как очень небольшие различия между образами также обычно представлены соответствующими различиями в личинках. Так, например, род *Ванессы* Фабрициуса был разделен более поздними авторами на несколько родов. Из этих подродов, *Grapta*, Дубль. (содержит европейскую *C.album*, американскую *Fabricii*, *Interrogationis*, *Faunus*, *Comma*и др.), отличается тем фактом, что личинки не только обладают разветвленными шипами на всех сегментах, за исключением переднегруди, но эти шипы также присутствуют на голове; у рода*Vanessa* (*sensû strictiori*), дубль., голова и переднегрудь бесхребетные (*например, V. Urticae*); в тропическом роде *Junonia*, Hübn., который также ранее (Godart, 1819186) объединялся с *Vanessa*, личинки имеют разветвленные шипы на всех сегментах, включая голову и переднегрудь.

Можно пойти еще дальше и выделить два вида *Vanessa* в качестве двух новых родов, хотя до сих пор их оберегали от этой участи даже систематики, наиболее склонные к “расщеплению”. Это решение, безусловно, оправдано просто потому, что эти виды в настоящее время стоят совершенно особняком, и практическая необходимость образования отдельного рода не дает о себе знать, и эта практическая необходимость, более того, часто вступает в противоречие с научными заявлениями: наука устанавливает новый род на основе количества морфологических различий, при этом совершенно несущественно, составляют ли этот род один или несколько видов; такое чрезмерное подразделение, однако, является препятствием для практических требований, поскольку громоздкий массив названий, таким образом, еще больше увеличивается.

Два вида, которые я мог бы отделить от *Vanessa* на основании их большей дивергенции, являются очень распространенными *V. Ио* и *Антиопа*, Бабочка-павлин и Красавица из Камберуэлла. В очень примечательном узоре их крыльев оба обладают наиболее выраженными характеристиками; у *Ио* по большому оцеллу на каждом крыле, а у *Антиопы* широкая светло-желтая кайма, которая не встречается ни у одного другого вида *Vanessa*. Не может быть никаких сомнений в том, что каждый из них давным-давно был бы выделен в род, если бы аналогично отмеченные виды *Vanessa* встречались в других частях света, как в случае с другими видами рода. Таким образом, хорошо известно, что существует целая серия видов, напоминающих наш *V. Cardui*, и другая серия, напоминающая наш *V. C.album*, причем две серии обладают одинаковыми соответствующими типами маркировки; действительно, на этих основаниях были выделены подроды*Pyrameis* и *Grapta*.187

Я бы не счел нужным делать эти замечания , если бы не тот факт , что гусеницы*V. Io* и *V. Antiopa* отличаются небольшими особенностями друг от друга и от других видов рода. Эти различия касаются количества и положения шипов, как видно из следующей таблицы:—

Виды рода Vanessa, Fabr.

	Количество шипов на голове и сегментов личинки.							
	Голова.	Сегмент. I.	Сегмент. II.	Сегмент. III.	Сегмент. IV.	Сегмент. V.	Сегмент. VI.–XI.	Сегмент. XII.
V. Io	0.	0.	2.	2.	4.	6.	6.	4.

V. Антиопа	0	0	4	4	6	6	7	4
V. Крапивница	0	0	4	4	7	7	7	4
V. Полихлор	0	0	4	4	7	7	7	4
B. Ихнуса	0	0	4	4	7	7	7	4
B. Аталанта	0	0	4	4	7	7	7	4
V. C.-альбом	2	0	4	4	7	7	7	4
V. Interrogationis	2	0	4	4	7	7	7	4
V. Левана	2	0	4	4	7	7	7	4

Этот характер числа шипов не будет считаться слишком незначительным, когда мы увидим, насколько совершенно постоянным он остается у почти родственных видов. Это имеет место в трех последовательных формах: *Крапивница*, *Полихлорос* и *ихнуса*. Теперь, когда мы видим, что два вида, различающиеся по своим имагинальным признакам, демонстрируют соответственно небольшие различия в своих личинках, это точное систематическое соответствие указывает на совершенно параллельное филетическое развитие.

Однако здесь встречаются исключения. Таким образом, Хюбнер объединил одну группу видов из *Vanessa* into the genus *Pyrameis*, на основании некоторых характерных различий бабочек. Я не знаю, однако, как этот род допускает, что он основан на строении личинок; последние, как явствует из приведенной выше таблицы, точно совпадают по количеству и положению шипов с гусеницами *Ванессы* (*sensû strictiori*), и при этом не может быть обнаружена какая-либо общая форма маркировки, которая позволила бы отделить их от *Ванессы*.

Еще более поразительным является несоответствие в роде *Araschnia*, Hübn. (*A. Prorsa-Levana*), который, как и род *Pyrameis*, полностью основан на образных признаках. Этот вид отличается от всех других подродов старого рода *Vanessa* небольшим различием в жилковании крыльев (дисковидная ячейка задних крыльев открытая, а не закрытая). Теперь хорошо известно, что у бабочек жилкование крыльев, как наиболее верно показано Херрихом-Шеффером, является самым надежным критерием “родства”. Таким образом, получается, что этот род, типичным представителем которого является обыкновенная *Levana*, в Каталоге Кирби отделен от *Vanessa* двумя родами, а согласно Герриху-Шефферу188 сорока родами! Тем не менее, личинки настолько точно совпадают по своей спинномозговой формуле с *Grapta*, что мы должны без колебаний рассматривать их как вид этого подрода. Мне кажется весьма вероятным, что в

данном случае видовое родство гусеницы дает более точную информацию о кровном родстве вида, чем имаго - в любом случае личинки демонстрируют иное видовое родство с имаго.

Так же, как и в случае с бабочками, существует множество родов *Sphingidae*, которые могут быть основаны на строении личинок и которые согласуются с теми, которые основаны на воображении.

Таким образом, род *Macroglossa* характеризуется прямым анальным рогом, сферической головкой и отметиной, состоящей из продольных полос, причем эти признаки больше нигде не встречаются в данной комбинации. Почти родственный род *Pterogon*, с другой стороны, не может быть основан только на личинках, поскольку маркировка взрослой личинки не только очень различна у разных видов, но и анальный рог присутствует у двух видов, в то время как у третьего (*P. ŒNotheræ*) он заменен шишковидным глазным пятном. Род*сфинксов* (*sensû strictiori*) отличается простым изогнутым хвостовым рогом, гладкой яйцевидной головой и гладкой кожей, а также отметиной, состоящей в основном из семи косых полос. Род *Deilephila* отличается от предыдущего спинной пластинкой, расположенной на переднегруди и прерывающей маркировку, а также рисунком, который здесь состоит из подпороговой линии с более или менее многочисленными и развитыми кольцевыми пятнами; кожа также грубая, “шагреневая”, хотя следует признать, что есть исключения (*Vespertilio*). Род *Chærocampa* допускает также, что он основан на формовом родстве его гусениц, хотя это, безусловно, возможно только при игнорировании маркировки и принятии во внимание исключительно специфическую свинообразную форму личинок. Род *Acherontia*, столь близкий к *сфинксу*, обладает в дважды изогнутом хвостовом роге признаком, общим для рода (известны три вида189). Наконец, можно упомянуть род *Smerinthus*, личинки которого, благодаря их сужающейся спереди форме, их шагреневой коже и почти треугольной голове вершиной вверх, их просто изогнутому анальному рогу и семи косым полосам с каждой стороны, составляют род, столь же четко очерченный, как и у мотыльков.

Хотя во всех рассмотренных до сих пор систематических подразделениях имеются случаи, когда формовое родство личинки не полностью совпадает с имаго, такие несоответствия гораздо чаще встречаются в наименьшей систематической группе, а именно в видах.

Личинки двух видов очень часто имеют гораздо более тесное формальное родство, чем они себе представляют. Таким образом, гусеницы *Smerinthus Ocellatus* и *S. Populi* тесно связаны по строению, маркировке и окраске, в то время как мотыльки по этим двум последним признакам и по форме крыльев широко разделены.190 Судя по личинкам, мы должны ожидать получить двух очень похожих мотыльков, но на самом деле у *Populi* и *Ocellatus* есть много близких союзников, и у этих близкородственных видов личинки иногда отличаются друг от друга сильнее, чем у более отдаленных видов imagines.

Таким образом, в Приамурье и Северной Америке встречаются виды*Smerinthus*, которые очень напоминают наших *Ocellatus* по окраске, отметинам и форме крыльев и которые обладают характерным большим синим глазком на задних крыльях. *S. Excæcatus* совершенно справедливо считается представительной американской формой наших *Ocellatus*, но гусеница у них не листово-зеленая, а хромово-желтая, с темно-зелеными косыми полосами вместо белых и, кроме того, с рядом красных пятен. , и красная полоса на голове - короче говоря, по самим признакам (цвету и некоторым отметинам), в которых воображение полностью сходится, он

сильно отличается от *Ocellatus*. Судя по фигуре Эббота и Смита, она также покрыта короткой щетиной.191

Точно так же, как вид, имеющий ближайшее мыслимое родство по форме с *Ocellatus*, обладает относительно сильно расходящейся личинкой, так и ближайший родственник по форме *Populi* (imago) предлагает параллельный случай. Этот вид, который также является североамериканским, обитает на *Juglans Alba*. Имаго *Smerinthus Juglandis* значительно отличается от *S. Populi* формой крыльев, но оно настолько близко напоминает европейский вид по маркировке и окраске, что не может быть сомнений в близком родстве двух форм. Гусеница *S. Juglandis*,192 однако, в значительной степени отличается от гусеницы *Populi* по окраске — перепутать эти две личинки невозможно; но гусеницы *Populi* и *Ocellatus* не только легко спутать друг с другом, но и с трудом различаются даже экспертами.

В том же семействе *сфингид* нередки случаи, когда, с другой стороны, мотыльки находятся в гораздо более тесном родстве, чем личинки. Это особенно заметно в роде *Deilephila*, восемь видов которого в значительной степени родственны в имагинальном состоянии, в то время как личинки сильно отличаются друг от друга по цвету и в такой же степени по маркировке. Этими восемью видами являются*D. Nicæa*, *Молочай*, *георгины*, *Галии*, *Ливорница*, *линеата*, *Зигофилли* и *Гиппофаэс*. Из них *Nicæa*, *Молочаи*, *Георгины*, *зигофиллы* и *гиппофаэсы* настолько похожи по всему своему строению, форме крыльев и маркировке, что лишь немногие энтомологи могут правильно идентифицировать их сразу, без сравнения. Личинки этих четырех видов, однако, имеют очень разный внешний вид. Наиболее похожи сорта *Молочай* и *георгины*, которые отличаются наличием двойного ряда крупных кольцевых пятен. *Zygophylli* (см. рис. 50, стр. VI.) обладает лишь слабыми признаками кольцевых пятен на белой подпороговой линии; а у *гиппофаэса* есть только оранжево-красное пятно на одиннадцатом сегменте, вся отметина состоит из подпороговой линии, на которой у некоторых особей расположены более или менее развитые кольцевые пятна (см. фиг. 59 и 60, стр. VII.). Если мы только сравним личинки и имагинации*D. Euphorbiae* и *Гиппофаэса*, мы не можем не быть поражены огромной разницей в соотношении форм на двух стадиях развития.

В случае *D. Euphorbiae* и *Никеи* эта разница едва ли не больше. В то время как эти личинки демонстрируют большие различия в цвете, маркировке и шероховатости или гладкости кожи (сравните рис. 51, стр. VI. с рис. 43 и 44, стр. V.), мотыльков нельзя отличить с уверенностью. Как уже говорилось, имаго редкого *D.Nicæa* по этой причине отсутствует в большинстве коллекций; невозможно определить, является ли экземпляр подлинным, *m.e.* не является ли это несколько крупным экземпляром *D. Euphorbiae*.

Особенно яркий пример несоответствия представляют два наиболее распространенных у нас вида *Chærocampa*, а именно *Elpenor* и *Porcelus*, большой и малый слоновые бражники. Личинки настолько похожи, даже в мельчайших деталях маркировки, что их едва ли можно было бы идентифицировать с уверенностью, если бы не тот факт, что один вид (*эльпенор*) значительно крупнее и обладает менее изогнутым хвостовым рогом, чем другой. Бабочки этих двух видов очень похожи друг на друга своими тускло-зелеными и красными окрасками, но различаются расположением этих окрасов, *m.e.* маркировкой, а также формой крыльев до такой степени, что *Porcelus* был отнесен к роду *Pergesa*193 компании Walker. Если система, как признают многие стороны, должна указывать только на морфологическое родство, этот автор не виноват — но в этом случае также должна быть принята специальная классификация личинок, несколько

сходная с той, которая в настоящее время временно принята в учебниках зоологии для гидроидных полипов и низших медуз. Этот случай с *Porcelus*, однако, показывает, что правы те, кто утверждает, что systemy претендует на выражение, хотя и неполное, кровного родства, и что систематики всегда бессознательно формировали свои группы так, как будто они намеревались выразить генетическую связь форм. Только исходя из этого предположения, нам может показаться неправильным разделять таким образом два вида, о которых личинки так полностью сходятся.

Я не могу завершить этот обзор различных систематических групп, не взглянув на группы, входящие в состав видов, а именно. разновидности. В то время как у видов неконгруэнтность встречается часто, у разновидностей это правило, по причине чего в данном случае оно допускает более четкое определение, поскольку нас интересует не двойное различие, а только вопрос, наблюдается ли на одной стадии различие или абсолютное сходство. Безусловно, большинство разновидностей являются либо просто воображаемыми, либо просто личиночными разновидностями — только одна стадия расходится, другая совершенно постоянна.

Таким образом, как уже было показано, у всех известных мне сезонно-диморфных бабочек гусеницы двух поколений imagines, которые часто так сильно различаются, совершенно одинаковы; и то же самое наблюдается у большинства чисто климатических разновидностей бабочек. К сожалению, пока нет никаких связанных наблюдений по этому поводу. Единственный определенный пример, который я могу здесь упомянуть, - это альпийская и полярная форма *Pteris Napi*. Эта разновидность, *Bryoniae*, самка которой так сильно отличается по маркировке и окраске, обладает личинками, которые невозможно отличить от личинок обычной формы*Napi*.(См. часть I. приложение I., стр. 124.)

То, что гусеницы также могут изменяться локально, не влияя при этом на воображение, демонстрируют часто упоминаемые и тщательно исследованные случаи ди- и полиморфизма у личинок ряда*сфингид* (*M. Stellatarum*, *A. Atropos*, *S. Convolvuli*, *C. Elpenor* и *Porcelus*и др.). То же самое еще яснее демонстрируют те случаи, когда в каждой из двух различных местностей встречается не несколько, а только одна отчетливая личиночная форма.

К этому классу принадлежит вышеупомянутый случай *Chærocampa Celerio* (стр. 197), если предположить, что наша информация относительно этого вида верна; аналогично, недавно упомянутый случай лигурийской разновидности гусеницы*Saturnia Carpini*; и, наконец, случай *Eriogaster Lanestris*, так хорошо известный чешуекрылым. Это насекомое обитает на равнинах Германии, а в Альпах достигает высоты 7000 футов, где у него есть личинка, по-другому отмеченнаяи окрашенная (*E. Arbusculae*), чем у жителей низменностей, в то время как мотыльки меньше, но в остальном не отличаются от равнинных.

Среди альпийских видов может встречаться много других подобных случаев, но они могут быть обнаружены только путем проведения исследований, имеющих особое отношение к этому вопросу. Из альпийских бабочек, например, ни один вид не мог быть выведен из гусеницы; по этой причине энтомологи в целом привели лишь несколько наблюдений относительно альпийских личинок, которые недостаточно хорошо известны, чтобы можно было решить такой вопрос.

Таким образом, исследование формальных отношений, существующих между личинками, с одной стороны, и воображаемыми, с другой, привело к следующим результатам:-

При сравнении мы узнаем, что неконгруэнтности или неравенство в соотношении форм встречаются во всех систематических группах, от разновидностей до семейств. Эти несоответствия бывают двух видов, о чем в некоторых случаях свидетельствует тот факт, что личинки двух систематических групп,*например,* двух видов, более тесно связаны по форме, чем их воображают (или наоборот), в то время как в других случаях личинки образуют систематические группы, отличные от тех, которые образованы воображением.

Таким образом, можно кратко резюмировать результаты исследования возникновения несоответствий между различными систематическими группами:—

Несоответствия, по-видимому, чаще всего возникают среди разновидностей, поскольку очень часто случается, что в разновидность превратилась только личинка или только имаго, а другая стадия остается мономорфной. Таким образом, систематическое разделение разновидностей очень часто носит односторонний характер.

Среди видов также часто встречаются несоответствия. Иногда воображаемые гораздо более близки по форме, чем личинки, а в других случаях происходит обратное; хотя, по-видимому, также имеет место случай, когда только одна стадия (личинка) расходится в степени видового различия, другая стадия остается мономорфной (*D. Euphorbiae* и *Nicæa*).

Согласие в отношении формы отношений представляется наиболее полным в целом. В большем числе случаев личиночный и имагинальный роды совпадают не только по резкости своих границ, но также — насколько можно судить — по тяжести своих отличительных признаков и, следовательно, по степени их дивергенции. Из всех систематических групп роды демонстрируют наибольшее соответствие.

В семьях снова наблюдается рост нерегулярности. Хотя семейства личиночных и имагинальных в целом сходятся во мнении, существует так много исключений, что группы были бы меньше, если бы они основывались исключительно на личиночном строении, чем если бы они были основаны исключительно на имагинальных (*Nymphalidae*, *Bombycidae*).

Если мы обратимся к группам семейств, мы обнаружим значительно возросшую неконгруэнтность; полное согласие и здесь является скорее исключением, и, кроме того, в этих случаях всегда случается так, что личинки в определенной степени остаются на более низкой ступени развития и образуют четко определенные семейства; но они редко могут быть объединены в группы более высокого порядка, имеющие общий признак, как в случае с imagines (*Rhopalocera*).

После того, как мы таким образом собрали (насколько я в состоянии) факты, мы должны теперь попытаться их истолковать и на основе наблюдаемого соответствия и несовпадения форм-отношений двух стадий попытаться сделать вывод относительно глубинных причин преобразований.

С самого начала ясно, что все случаи неконгруэнтности могут быть только выражением или следствием филетического развития, которое не было в точности параллельным на двух стадиях личинки и имаго - что одна стадия должна была изменяться либо быстрее, либо медленнее, чем

другая. Таким образом, “неравномерное филетическое развитие” является непосредственной причиной неконгруэнтности.

Таким образом, появление разных личинок у видов, у которых образы остались одинаковыми, может быть просто понято как случаи, в которых имаго только претерпело изменение — сделало шаг вперед в филетическом развитии, в то время как личинки остались позади. Если мы представим, что это одностороннее развитие повторяется несколько раз, то возникнут две личиночные формы, столь же сильно отличающиеся друг от друга, как у*Deilephila Nicæa* и *Euphorbiae*, в то время как воображаемые формы, как это действительно имеет место у этих видов, останутся теми же.

Наиболее часто встречающийся случай, когда одна стадия отличается большей формой, чем другая, объясняется тем, что одна стадия изменялась чаще или сильнее, чем другая.

Объяснение явлений до сих пор лежит на поверхности, и вряд ли возможно продвинуть какое-либо другое; но почему одна стадия должна изменяться чаще или в большей степени, чем другая? почему одна часть должна изменяться чаще или сильнее, чем другая? откуда берутся эти стимулы к изменению? Эти вопросы подводят нас к главному пункту исследования: — Являются ли причины, вызывающие эти изменения, внутренними или внешними? Являются ли последние результатом филетической жизненной силы или они обусловлены только действием внешних условий жизни?

Хотя ответ на этот вопрос будет найден в предыдущем эссе, я не буду подкреплять себя полученными там результатами, а попытаюсь дать другое решение проблемы на свежих основаниях. Ответ действительно будет таким же, как и раньше: — Филетическую силу следует не принимать во внимание, поскольку, во-первых, она не объясняет явления, а во-вторых, явления могут быть хорошо объяснены без ее допущения.

Признание филетической жизненной силы не объясняет эти явления. Предположение о том, что организму присуща преобразующая способность, действительно, вполне согласуется с феноменом конгруэнтности, но не с феноменом неконгруэнтности. Поскольку большое количество случаев последнего зависит от того факта, что личинки чаще подвергаются влиянию причин изменений, чем они себе представляют, или *наоборот*, как это можно согласовать с такой внутренней силой? Исходя из этого предположения, не будет ли каждая стадия вида вынуждена изменяться, если не одновременно, то по крайней мере последовательно, с одинаковой частотой и интенсивностью, под действием врожденной силы? и как с помощью последнего может когда-либо произойти большее расхождение форм у личинок, чем в воображении?

Ошибочно полагать, что эти неравномерные отклонения могут быть объяснены предположением, что филетическая сила действует периодически. Допустим, что это так и есть, и что внутренняя сила последовательно заставляет изменяться имаго, куколку и, наконец, личинку, тогда по различным стадиям развития вида прошла бы своего рода волна трансформации, как было фактически показано выше, что имеет место на отдельных личиночных стадиях. Следовательно, единственным возможным способом объяснить неравные расстояния между личинками и имаго было бы предположить, что две родственные группы, *например,* виды, не подверглись одновременному воздействию волны, так что в определенный

период времени только имаго одного вида изменилось, в то время как у другого вида волна трансформации также достигла личинки. В этом случае образы двух видов, таким образом, оказались бы более близкими родственниками, чем их личинки.

Теперь это натянутое объяснение в высшей степени неприменимо к разновидностям, еще меньше к видам и меньше всего к высшим систематическим группам, по той простой причине, что можно предположить, что каждая волна трансформации имеет максимум такую силу, чтобы вызвать отклонение формы, равное отклонению разновидности. Если бы изменение, происходящее в результате единичного возмущения, было больше, мы не только обнаружили бы односторонние разновидности,*т.е.* разновидности, принадлежащие к *одной* стадии, но и так же часто встречались бы с односторонними видами. Если, однако, волна трансформации может породить разнообразие только в случае наибольшего расхождения форм, то вышеупомянутое гипотетическое несвоевременное действие такой волны на два вида могло бы привести лишь к таким небольшим различиям на двух стадиях, что мы могли бы лишь обозначить их как разновидности. Накопление результатов действия нескольких последовательных волн, проходящих над одним и тем же видом, не могло произойти, потому что расстояние от соседнего вида всегда становилось одинаковым в два этапа, как только *одна* волна заканчивала свой путь. Следовательно, таким образом, могли возникнуть только расхождения в ценности разновидностей, а несоответствия в систематических группах более высокого ранга таким образом объяснить было невозможно.

Также можно показать абсурдность всех объяснений второй формы неконгруэнтности с точки зрения филетической силы. Как можно объяснить тот факт, что личиночные и воображаемые семейства ни в коем случае не всегда совпадают; или что личинки могут формироваться только в семейства, в то время как воображаемые частично образуют четко очерченные группы более высокого порядка? Как может внутренняя направляющая сила внутри одного и того же организма действовать в двух совершенно разных направлениях? Если была задумана эволюция определенной системы и допущение такой постоянно действующей силы стало необходимым, то почему такое неполное, неуверенное и сбивчивое исполнение?

Я должен предоставить другим отвечать на эти вопросы; мне жизненная сила представляется неприемлемой не только потому, что мы не можем понять явления с ее помощью, но прежде всего потому, что она излишня для их объяснения. Однако в соответствии с общими принципами предположение о неизвестной силе может быть сделано только тогда, когда это необходимо для понимания явлений.

Я полагаю, что явления могут быть достаточно хорошо поняты без какого—либо подобного допущения - как явления конгруэнтности, так и неконгруэнтности в их двух формах неравного расхождения и неравного группообразования.

Давайте прежде всего признаем, что в организме нет направляющей силы, вызывающей периодические изменения, но что каждое изменение всегда является следствием внешних условий, являясь в конечном счете не чем иным, как реакцией — откликом организма на некоторые влияния, исходящие из окружающей среды; каждая живая форма в этом случае оставалась бы постоянной до тех пор, пока ее не вынудили измениться вызывающие причины. Такие трансформирующие факторы могут действовать прямо или косвенно, *т.е.* Они могут немедленно вызвать новые изменения или могут вызвать перестройку путем сочетания, накопления или подавления уже имеющихся индивидуальных вариаций (адаптация путем

естественного отбора). Уже давно было показано, что обе формы этого действия внешних воздействий действительно действуют, так что никаких новых предположений сделано не будет, а будет лишь попытка объяснить рассматриваемые явления единственным действием этих известных факторов видообразования.

Если, в первую очередь, мы сосредоточим наше внимание на той форме неконгруэнтности, которая проявляется через неравномерное расхождение отношений форм, то станет очевидным, что это имеет точное отношение к различным систематическим группам. Эта форма неконгруэнтности составляет правило для разновидностей отряда чешуекрылых, она очень часто встречается у видов, но почти полностью исчезает в родах и полностью в случае семейств и высших групп. Следовательно, в целом, по мере того как мы обращаемся ко все более и более всеобъемлющим группам, несоответствие уменьшается, в то время как конгруэнтность возрастает, пока, наконец, последнее не становится правилом.

Теперь, если конгруэнтность предполагает равное количество преобразующих импульсов, мы видим, что количество импульсов, повлиявших на личинки и воображение, согласуется друг с другом тем теснее, чем больше систематические группы, которые сравниваются вместе. Как это может быть иначе? Чем крупнее систематическая группа, тем больший период времени должен был потребоваться для ее формирования и тем многочисленнее преобразующие импульсы, которые должны были воздействовать на нее до завершения ее формирования.

Но если предположение о том, что импульс к изменению всегда исходит из окружающей среды, никоим образом не подтверждает идею о том, что такие импульсы всегда воздействуют на обе стадии одновременно и их одинаковое количество в течение одного и того же периода времени, то, с другой стороны, нет ни малейших оснований предполагать, что на протяжении длительных периодов времени такие преобразующие влияния могли воздействовать только на личинки или воображаемые существа. Это можно было бы сделать из того факта, что разновидности часто зависят только от одной стадии, в то время как специфические различия в личинках встречаются лишь изредка, при этом виды остаются одинаковыми; но не известно ни одного рода, все виды которого обладали бы похожими личинками. Таким образом, в течение периода времени, в течение которого могут формироваться роды, преобразующие импульсы фактически никогда не влияют только на одну стадию, но всегда влияют на обе.

Но если это так — если в течение периода времени, достаточного для размножения вида, трансформирующие импульсы воздействуют только на одну стадию, но редко и в совершенно исключительных случаях, в то время как, как правило, воздействуют на обе стадии, хотя и не с одинаковой частотой, из этого неизбежно следует, что в целом с увеличением периода времени разница в количестве этих импульсов, воздействующих на личинку, и тех, которые воздействуют на имаго, должна постоянно уменьшаться, и с этой разницей величина морфологических различий, возникающих в результате трансформирующих воздействий, должна в то же время также уменьшаться. С увеличением числа последовательно увеличивающихся изменений разница в величине изменений на двух стадиях всегда будет относительно уменьшаться, пока она совсем не исчезнет из нашего восприятия; точно так же мы можем отличить группу из трех зерен кукурузы от группы, состоящей из шести, но не кучу из 103 зерен от кучи, содержащей 106 зерен.

То, что малым систематическим группам, должно быть, потребовался короткий период, а большим группам - длительный период времени для их формирования, не требует специальных доказательств, но непосредственно вытекает из теории происхождения.

Все вышеизложенные соображения были бы, однако, справедливы только в том случае, если бы преобразующие импульсы были равны по силе, или, выражаясь не фигурально, если бы изменения происходили только в эквивалентных частях тела,*т.е.* в тех частях, в которых изменения имеют одинаковое физиологическое и морфологическое значение для всего организма.

Так вот, в низших систематических группах это всегда так. Разновидности, виды и роды всегда различаются лишь относительно небольшими различиями; здесь не происходит глубоких различий, как подразумевается в концепции этих категорий. Истинную причину этого, я полагаю, следует искать в том обстоятельстве, что все изменения происходят лишь мельчайшими шагами, так что большие различия могут возникнуть только в течение более длительных периодов времени, в течение которых, однако, может возникнуть большое количество типов (species), и они были бы связаны кровью и формой в разной степени и, следовательно, образовали бы систематическую группу более высокого ранга.

Короткие периоды, необходимые для образования низших групп, таких как роды, не привели бы к несоответствиям, если бы только *нетипичные* части личинок, такие как отметины или шипы, претерпели изменения, в то время как в воображении типичные части — крылья и ноги - трансформировались. Изменения, которые могли произойти в крыльях и т. Д. За этот период времени, были бы слишком малы, чтобы оказать какое—либо значительное влияние на другие части тела путем корреляции; и два вида, личинки и воображаемые особи которых изменялись с одинаковой частотой, показали бы одинаковую степень расхождения между личинками и воображаемыми особями, хотя с одной стороны, были затронуты только *нетипичные* части — *т.е.* те, которые не имеют значения для всей организации, - а с другой стороны, типичные части были затронуты. *Количество* изменений здесь само по себе определило бы, произошло ли соответствие или несоответствие между двумя этапами.

Ситуация была бы совершенно иной, если бы на протяжении длительного периода времени на одном этапе изменялись только типичные, а на другом - только нетипичные части. В первом случае произошла бы полная трансформация всей конструкции, поскольку не только типичные части, такие как крылья, претерпели бы гораздо дальнейшую и возрастающую трансформацию в том же направлении, но эти изменения также привели бы к вторичным изменениям.

Таким образом, я полагаю, должен быть объяснен тот факт, что в высших группах происходят еще большие расхождения в формах двух стадий; и если это объяснение верно, то также обнаруживается причина этого поразительного явления, а именно того, что несоответствие уменьшается от разновидностей к родам, в которых оно встречается, но исключительно, в то время как в семействах и в высших группах оно снова постоянно увеличивается. Вплоть до родов несоответствие полностью зависит от того, что одна стадия изменялась *чаще*, чем другая; но в семействах и группах семейств, а также в отрядах двукрылых и перепончатокрылых, как будет показано впоследствии, в подотрядах и трибах оно зависит от *важности части тела,* затронутой преимущественным изменением. В последнем случае количество изменений не имеет значения, потому что их так много, что разница исчезает из нашего восприятия; но равное количество изменений, даже если они очень велики, может теперь вызвать гораздо

большую или гораздо меньшую трансформацию во всей структуре тела, в зависимости от того, затрагивают ли они типичные или нетипичные части, или в зависимости от того, остаются ли они в одном и том же направлении в течение длительного периода времени, или часто меняют свое направление.

Те неодинаковые расхождения форм, которые происходят в высших систематических группах, всегда связаны с различным формированием групп - личинки образуют различные систематические группы по сравнению с воображаемыми, так что одна из этих стадий составляет более высокую или более низкую группу; или же группы имеют равное значение на двух стадиях, но неодинаковую величину — они не совпадают, но одна накладывается на другую.

Несоответствия последнего рода проявляются в определенных случаях внутри семейств (*Nymphalidae*), но я не буду сейчас подвергать их более тщательному анализу, поскольку их причины проявятся более четко при последующем рассмотрении отрядов перепончатокрылых и двукрылых. Несоответствия первого рода, однако, допускают четкое объяснение в случае бабочек. Наиболее отчетливо они проявляются в группах, состоящих из семейств.

Пока еще никому не удалось установить группу *Rhopalocera* по какому-либо одному признаку, общему для личинок; тем не менее, эта группа в воображении является наиболее четкой и четко очерченной из всего отряда. Если мы сообщим простому новичку, что булавовидные усики являются главным признаком бабочек, он без колебаний отнесет одно из этих насекомых к соответствующей группе. Такой типичный признак, общий для всех семейств, однако, отсутствует у личинок; и можно было бы правильно сказать, что личинок Rhopalocerous не было, или, скорее, что были только личинки *Equites*, *Nymphales* и *Heliconii*. Личинки различных семейств могут быть легко разделены с помощью характерных признаков, и знатоку было бы нетрудно до такой степени различить в единичных случаях ропоцветную гусеницу как таковую; но эти личинки обладают только*семейными* признаками, а не признаками более высокого порядка.

Это несоответствие частично зависит от того обстоятельства, что расхождение в форме между Rhopalocerous и Heterocerous семействами гораздо больше со стороны imagines, чем со стороны larvae. Если бы существовало только одно семейство бабочек, такое как*Equites*, мы были бы вынуждены возвести его в ранг подотряда со стороны воображаемых, но не со стороны личинок. Такие случаи действительно имеют место, и экземпляр такого рода будет упомянут позже в связи с двукрылыми. Но это само по себе не объясняет, почему, со стороны воображения, целый ряд семейств демонстрирует одинаковую степень морфологического расхождения с семействами других групп. Следовательно, здесь необходимо объяснить две вещи: во—первых, почему расхождение в форме между представлениями Rhopalocera и Heterocera больше, чем между их личинками? и, во-вторых, почему образы Rhopalocera могут быть объединены в одну большую группу посредством общих признаков, в то время как личинки не могут?

Ответы на оба этих вопроса легко могут быть даны с нашей нынешней точки зрения. Что касается первого вопроса, то он находит свое решение в том факте, что расхождение форм всегда точно соответствует расхождению функций,*т.е.* расхождению в образе жизни.

Если мы сравним бабочку с мотыльком, не может быть сомнения, что разница в условиях жизни воображаемых гораздо больше, чем личинок. Различия в образе жизни личинок в целом очень незначительны. Все они питаются растениями, им требуется большое количество пищи, и они могут прекратить кормление только на короткоевремя, по этой причине они никогда не покидают свои пищевые растения надолго, и для них более важно оставаться прочно привязанными, чем иметь возможность быстро бегать. Им нет необходимости долго искать пищу, так как они обычно оказываются среди изобилия, и от этого зависит небольшое развитие их глаз и других органов чувств. В целом гусеницы живут в очень однородных условиях, хотя они могут различаться во множестве деталей.

Наибольшая разница в образе жизни, которая наблюдается у личинок чешуекрылых, проявляется в древесных кормушках. Но даже те из них, которые из-за постоянного отсутствия света, жесткости пищи, заточения в узких галереях с твердыми стенами и особого вида передвижения, обусловленного этими галереями, во многих деталях так отличаются от тех личинок, которые открыто живут на растениях, не испытали никаких общих изменений в типичном строении тела в результате приспособления к этим условиям жизни. Эти личинки, которые, как уже упоминалось, принадлежат к самым разнообразным семействам, более или менее бесцветны и уплощены, у них очень сильные челюсти и маленькие ножки; но ни у одной из них мы не находим меньшего количества сегментов или какого-либо исчезновения или существенной трансформации типичных конечностей; все они без исключения обладают шестнадцатью ножками, как и другие личинки, за исключением *Геометрии*.

Итак, если даже при самых различных условиях жизнедеятельности адаптация формы вызывается относительно небольшими и в определенной степени поверхностными изменениями, нам следует ожидать менее типичных трансформаций у подавляющего большинства гусениц, которые живут на внешней поверхности растений или в их более мягких частях (большинство микрочелюстокрылых). Большое разнообразие форм гусениц существенно зависит от различного строения кожицы и нижележащих ее участков. Кожа иногда голая и тогда может приобретать самые разнообразные цвета, защитные или бросающиеся в глаза, или на ней могут появиться наступательные или оборонительные отметины; в других случаях она может быть покрыта волосками, которые жалят, или колючками, которые колют; некоторые из ее желез могут развиться до огромных размеров и приобрести яркую окраску и способность выделять зловонные выделения (щупальца *папилионид* и клыковидных личинок); благодаря развитию бородавок, углов, горбов и т. Д. Любой вид гусеницы может быть наделен волосками, которые жалят. наиболее гротескная форма, значение которой для жизни насекомого в большинстве случаев еще ни в коей мере не ясно: *типичные части*, однако, существенно не подвержены влиянию этих разнообразных вариаций. В лучшем случае изменяется только форма отдельных сегментов тела, а вместе с ними и форма всего насекомого (онискообразные личинки *Lycænidae*), но сегмент никогда не исчезает, и даже какое-либо значительное удлинение ног происходит, но очень редко (*Stauropus Fagi*).194

Поэтому мы можем справедливо утверждать, что строение личинок в целом удивительно однородно вследствие единообразия условий жизни. Несмотря на большое разнообразие внешних аспектов, общее строение гусениц не меняется — меняется только их внешний покров,

иногда в одну сторону, иногда в другую, и который, исходя из унаследованных признаков, наилучшим образом приспосабливается к различным особым условиям жизни.

Все это совершенно иначе в случае imagines, где мы сталкиваемся с очень важными различиями в условиях жизни. Бабочки, которые живут под воздействием прямых солнечных лучей и гораздо более высокой температуры и которые находятся в полете гораздо дольшев течение дня, очевидно, должны отличаться от мотыльков в своих двигательных органах (крыльях), степени волосатости, а также в развитии глаз и других органов чувств. Верно, что в настоящее время мы не в состоянии представить специальных доказательств того, что отдельные органы бабочек точно приспособлены к дневному образу жизни, но мы можем с уверенностью сделать этот общий вывод из того обстоятельства, что ни одна бабочка не ведет ночной образ жизни.195 Нельзя возразить, что существует множество мотыльков, которые летают днем. Совершенно очевидно, что не требуется значительных структурных изменений, чтобы наделить чешуекрылых, организованных для ночного образа жизни, способностью летать и днем; но это ничего не доказывает против точки зрения, что строение бабочек зависит от адаптации к дневному образу жизни. Известно, что аналогичные случаи встречаются у многих других групп животных. Таким образом, десятиногие ракообразные, очевидно, созданы для водной жизни; но есть некоторые крабы, которые совершают длительные путешествия по суше. Рыбы, по-видимому, приспособлены исключительно к жизни в воде; тем не менее, “лазающий окунь” (*анабас*) может часами жить на суше.

Необычным является не то обстоятельство, что некоторые бабочки летают днем, что требует специального объяснения, а только что упомянутый обратный факт, а именно, что ни одна известная бабочка не летает ночью. Из этого мы можем заключить, что организация последних не приспособлена к ночному образу жизни.

Если мы предположим,196 что семейство чешуекрылых, приспособленное к дневному образу жизни, со временем дает начало семейству, ведущему ночной образ жизни, не может быть сомнений в том, что трансформация структуры была бы гораздо большей со стороны воображаемых, чем со стороны личинок. Последние не остались бы совсем неизменными — не потому, что их воображение перешло к ночному образу жизни, который для личинки был бы совершенно несущественным, а потому, что это изменение могло происходить только очень постепенно, в течение большого числа поколений, и в течение этого длительного периода условия жизни неизбежно часто менялись бы по отношению к личинкам. Выше было показано, что в течение периода времени, необходимого для образования нового вида, импульсы к изменению возникают с обеих сторон; следовательно, насколько более многочисленными они должны быть в случае группы гораздо более высокого ранга, для создания которой требуется значительно более длительный период. Следовательно, в предполагаемом случае личинки также изменились бы, но они претерпели бы гораздо меньшие преобразования, чем предполагается. В то время как у последних почти все типичные части тела претерпели бы глубокие изменения вследствие совершенно иных условий жизни, у личинок, возможно, изменились бы только отметины, волоски, щетинки или другие внешние признаки, а типичные части претерпели бы лишь незначительные изменения.

Таким образом, можно легко понять, почему личинки семейства *ночных* бабочек отличаются от личинок семейства бабочек не в большей степени, чем личинки из какого-либо другого семейства Rhopalocerous, или почему представления о семействах Rhopalocerous и

Heterocerous демонстрируют гораздо большие различия в форме, чем у их личинок. В то же время, таким образом, объясняется неодинаковая ценность, которую приходится приписывать любому отдельному семейству бабочек в их личинках и в их воображении. Неравные расхождения в форме в точности совпадают с неравенством в условиях жизни.

Когда целые семейства бабочек демонстрируют одинаковое строение своих типичных частей (усиков, крыльев и т. Д.) И, что более важно, могут быть отделены как систематическая группа более высокого порядка (*m.e.* Как секция или подотряд) от других чешуекрылых, в то время как их личиночные семейства, по-видимому, не связаны каким-либо общим признаком, причина этого несоответствия заключается просто в том обстоятельстве, что воображаемые живут в некоторых особых условиях, которые являются общими для них всех, но которые не повторяются в других семьях чешуекрылых. Группы чешуекрылых. Их личинки живут точно так же, как и личинки всех других семейств чешуекрылых — по своему образу жизни они отличаются от личинок разнородных семейств не в большей степени, чем друг от друга.

Таким образом, мы видим здесь общность формы в тех же пределах, что и общность условий жизни. У всех бабочек такое сообщество проявляется в их дневном образе жизни, и в соответствии с этим мы обнаруживаем, что только они, а не их личинки, могут быть сформированы в группу, имеющую общие признаки.

У личинок мы также находим согласие в условиях жизни только в гораздо более широком диапазоне, а именно. внутри всего отряда. В пределах отряда чешуекрылых условия жизни гусениц, как только что было показано, в целом очень однородны, и, соответственно, строение личинок почти в точности совпадает во всех семействах чешуекрылых во всех существенных,*m.e.* типичных, частях.

Таким образом объясняется до сих пор непонятный феномен, заключающийся в том, что подчиненная группа *Rhopalocera* не может быть основана на личинках, но что чешуекрылые гусеницы в целом могут быть отнесены к более высокой группе (отряду); они вместе составляют семейства и отряд, но не промежуточную группу подотряда. Таким образом, мы в то же время отвечаем на возражение, которое может быть выдвинуто, а именно. что личиночные формы не могут быть сформированы в высокоуровневые систематические группы из-за их “низкой и неразвитой” организации.

Этой форме неконгруэнтности, а именно. образованию систематических групп неодинаковой ценности я должен придать наибольшее значение в отношении теоретических соображений. Я утверждаю, что это, как я уже кратко указал выше, совершенно несовместимо с признанием филетической силы. Как возможно, чтобы такая способность могла действовать в одном и том же организме в двух совершенно разных направлениях — чтобы у одного и того же вида она приводила к формированию совершенно разных систем у личинок и у воображаемых, или чтобы она приводила только к образованию семейств у личинок и подотрядов у воображаемых? Если бы существовала внутренняя сила, которая имела тенденцию вызывать к существованию определенные группы животных форм такой природы, что они составляли одно гармоничное целое, компоненты которого находились друг с другом в фиксированных морфологических отношениях, то, несомненно, такой силе было бы легко придать личинкам бабочек какой-нибудь небольшой признак, который отличал бы их как таковых и который в какой-то мере наложил бы на них клеймо “*Rhopalocera*”. Однако мы не находим никаких следов такого

характера; напротив, все указывает на то, что преобразования органического мира являются исключительно результатом внешних воздействий.

III.
Несоответствия у других отрядов насекомых.

Хотя отряд чешуекрылых по многим причинам особенно благоприятен для исследования, подобного тому, что предпринято в предыдущем разделе, тем не менее будет полезно изучить формовые взаимоотношения двух основных стадий у некоторых других отрядов метаморфных насекомых и выяснить, совпадает ли в этих случаях формирование систематических групп также с обычными условиями жизни.

Перепончатокрылые.

В этом порядке не может быть ни малейшего сомнения относительно связи формы с воображаемыми. Характерное сочетание про- и мезогруди, количества и жилкования крыльев, а также ротовых органов, сформированных для кусания и облизывания, встречаются во всем отряде и не оставляют сомнений в том, что перепончатокрылые хорошо известны по своим имагинальным признакам.

Но с личинками дело обстоит совсем иначе. Можно смело утверждать, что орден никогда бы не был основан, если бы были известны только личинки. Здесь встречаются два различных типа личинок: один -гусеницеобразный, обладающий отчетливой роговой головой, снабженной типичными для насекомых жевательными органами, и телом, состоящим из тринадцати сегментов, к которому, в дополнение к переменному количеству брюшных ножек, всегда прикреплены три пары роговых грудных ножек; другой тип имеет форму личинки, без роговой головы и полностью лишен ротовых органов или, по крайней мере, трех пар типичных челюстей насекомых, а также без брюшных и грудных ножек. Количество сегментов чрезвычайно изменчиво; у личинок мух-пилильщиков, помимо головы, их тринадцать, у личинок пчел в форме личинок всего четырнадцать сегментов, а у желчных мух и ихневмонов только двенадцать или десять. Мы также сильно ошиблись бы, если бы ожидали найти связующие признаки во внутренних органах. Кишечник у двух типов личинок совершенно разный, у личиночных личинок отсутствует заднее отверстие; в лучшем случае только трахея и нервная системы демонстрируют определенное соответствие, но оно неполное.

Отряд Hymenoptera, точнее говоря, понимаемый только морфологически, существует, следовательно, но в воображении; у личинок существуют только группы, образованные гусеницами и личинками. Первые обнаруживают большое сходство с личинками чешуекрылых, и при отсутствии каких-либо знаний о дальнейшем развитии можно было бы попытаться объединить их с ними в одну группу. Эти два вида, безусловно, различаются некоторыми деталями строения ротовых органов и количеством сегментов, брюшных ножек и т. Д. В достаточной степени, чтобы их можно было рассматривать как два подотряда одного отряда личиночных; но в любом случае их следовало бы рассматривать как гораздо более близких

родственников по форме, чем гусеницеобразные и личинокоподобные типы личинок перепончатокрылых.

Не мыслимо ли, однако, что представления перепончатокрылых о том, что ихневмоны и осы могут быть похожи лишь случайно, и что на самом деле они произошли от совершенно разных предковых форм, одна из которых произошла от чешуекрылых гусениц от одного корня, а другая — от личинок, похожих на личинок двукрылых, от другого корня?

Это, конечно, не так; общие черты характера слишком глубоко укоренились, чтобы допустить предположение, что сходство здесь лишь поверхностное. Исходя только из строения воображаемых, с большой вероятностью можно сделать вывод об общем происхождении всех перепончатокрылых. Этостало бы очевидным, если бы мы могли продемонстрировать филетическое развитие личинки, образовавшейся из личинки перепончатокрылых, образовавшейся гусеницей, посредством онтогенеза первых. Из прекрасных исследований Бютчли по эмбриональному развитию пчел197 мы знаем, что зародыш личинки обладает полноценной головой, состоящей из четырех сегментов и снабженной тремя типичными парами челюстей. Эти головные сегменты впоследствии не формируются в настоящую роговую головку, а сморщиваются; в то время как челюсти исчезают, за исключением первой пары, которые сохраняются в виде мягких отростков с маленькими роговыми остриями. Мы знаем также, что из трех передних сегментов зародыша развиваются три типичные пары ног в форме круглых почек, точно так же, как они впервые появляются у всех насекомых.198 Эти рудиментарные конечности подвергаются полной дегенерации перед рождением личинки, как и все199 остальные сегменты, которые даже в этом примитивном состоянии демонстрируют небольшое отличие от трех передних рудиментарных ног.

Личинки перепончатокрылых, похожие на личинок личинок перепончатокрылых, следовательно, произошли от форм, которые обладали роговой головой с усиками и тремя парами гнатитов и 13-члениковым телом, из которых три передних сегмента были снабжены ножками, несколько отличающимися от ножек других сегментов; иными словами, они произошли от личинок, которые обладали строением, в целом сходным со строением существующих личинок мух-пилильщиков. Таким образом, общее происхождение всех перепончатокрылых от одного источника установлено с уверенностью.200

Но от чего зависит это огромное неравенство во взаимоотношениях личинок и воображаемых? Существующие личинообразные личинки, без сомнения, гораздо дальше удалены от активных гусеницеподобных личинок, чем мухи-пилильщики от острокрылых перепончатокрылых. В то время как эти две группы различаются только различными модификациями типичных частей (конечностей и т. Д.), их личинки различимы по гораздо более глубоким различиям; конечности, имеющие типичное значение, полностью исчезают в одной группе, но в другой достигают полного развития.

Следовательно, у перепончатокрылых существует очень значительная неконгруэнтность в системах, основанных морфологически,*т.е.* на чистых отношениях форм личинок и имагиней. Причину этого нетрудно найти: *условия жизни воображаемых отличаются гораздо меньше, чем у личинок*. У первых условия жизни схожи в своих общих чертах. Перепончатокрылые обитают главным образом в воздухе и летают днем, и в способе добывания пищи у них нет каких-либо существенных различий. С другой стороны, их личинки живут в почти диаметрально противоположных условиях. Особи мух-пилильщиков живут подобно гусеницам на растениях

или в них, причем в обоих случаях их своеобразное передвижение приспособлено для добывания пищи, а их жевательные органы - для измельчения пищи. Личинкам других перепончатокрылых, однако, как правило, не требуются ни средства передвижения для достижения цели, ни какие-либо жевательные органы для проглатывания пищи, поскольку они питаются в сотах, подобно пчелам и осам, или растут в растительных оболочках, сок из которых они высасывают, или паразитируют на других насекомых, кровью которых они питаются. Мы можем легко понять, что у всей этой последней группы должны исчезнуть ноги, что челюсти также должны исчезнуть или сократиться до одной пары, сохранившейся в сильно уменьшенном состоянии, что роговая оболочка головы, поверхность прикрепления челюстных мышц, следовательно, должна быть утрачена, и что даже сегменты самой головы должны стать более или менее сморщенными, поскольку расположенные в них органы чувств стали подавляться.

Несоответствие проявляется, однако, еще одним способом, помимо относительно большей морфологической дивергенции личинок: для личинок и для воображаемых возможна иная группировка. Если мы разделим перепончатокрылых просто в соответствии с отношениями форм у воображаемых, то старое деление на два подотряда*Terebrantia* или *Ditrocha* и *Aculeata* или *Monotrocha* будет наиболее правильным. Отличительные признаки жала или яйцеклада и одно- или двусуставчатого вертела по-прежнему представляют наибольшую ценность. Но эти два подотряда никоим образом не соответствуют двум типам личинок, поскольку в *Terebrantia*встречаются семейства, в которых личинки образуются как из гусениц, так и из личинок личинок.

Причину следует искать в том, что часть этих семейств обладает личинками, паразитирующими на других насекомых или на галлах, структура их тела вследствие этого трансформировалась в совершенно ином направлении. С другой стороны, образ жизни воображаемых, по сути, тот же самый.

Таким образом, мы имеем здесь другой случай, подобный тому, с которым мы встретились среди Rhopalocerous Lepidoptera, в котором воображаемые, по-видимому, способны образоваться в более высокую группу, чем личинки, потому что первые живут в условиях жизни, в целом сходных, в то время как вторые живут в условиях, сильно отличающихся.

От старого деления перепончатокрылых на два подотряда, конечно, отказались в более поздних учебниках зоологии; теперь они делятся на три: пилильщиков, паразитических и острокрылых перепончатокрылых; но даже это расположение было принято с учетом различного строения личинок. Является ли эта система лучше старой, *т.е.* Лучше ли она выражает *генеалогические* отношения, я сейчас не буду останавливаться на исследовании.201

ДВУКРЫЛЫЕ.

Представители двукрылых (*genuina*), за исключением *Aphaniptera* и *куколок*, сходятся во всех своих основных признаках, таких как количество и строение крыльев, количество ног и суставов, своеобразное формирование грудной клетки (слияние трех сегментов);202 и даже строение ротовых органов различается лишь в узких пределах. Это соответствует их образу жизни, который очень однороден в своих основных чертах: все настоящие двукрылые живут на свету, передвигаясь главным образом посредством полета, но обладая также способностью

бегать; все те, кто добывает пищу в состоянии имаго, питаются жидкостями. Их личинки, с другой стороны, образуются двух существенно различных типов, один из которых — который я буду обозначать как комариный — обладает роговой головой с глазами, тремя парами челюстей и длинными или короткими усиками, а также 12- или 13-члениковым телом, которое никогда не бывает снабжено тремя типичными парами грудных ножек, но часто имеет так называемые брюшные ножки на первом и последнем сегментах. Другие двукрылые личинки имеют форму личинки и не имеют роговой головки, или фактически вообще без головы, поскольку первый сегмент, гомолог головы, ни в коем случае нельзя отличить по размеру от других; напротив, он намного меньше. Типичные для насекомых ротовые части полностью отсутствуют, их заменяют крючки различной формы и довольно своеобразного расположения, расположенные во рту и способные выступать. Никогда не бывает более одиннадцати сегментов, кроме первого, лишенного глазков; брюшные ножки также никогда не развиты.

Образ жизни этих двух групп личинок весьма существенно различается. Хотя личинки двукрылых, как правило, не совсем неспособны к передвижению, как личинки перепончатокрылых (пчелы, ихневмоны), большинство из них, тем не менее, обладают лишь небольшой способностью к передвижению в пищевом веществе, на которое они были отложены в виде яиц. Они не отправляются на поиски пищи либо потому, что паразитируют на других насекомых так же, как и ихневмоны (*Tachina*), либо потому, что питаются разлагающимися веществами животного или растительного происхождения или среди больших скоплений своей добычи, подобно личинкам *сирфид* среди *тлей*. Обычно они окукливаются в том же месте, что и то, где они обитают в качестве личинок, и действительно, в их личиночной коже, которая затвердевает, образуя овальную куколочную оболочку. Некоторые из них покидают место кормления и окукливаются, преодолев небольшое расстояние (*Eristalis*).

Как и в случае с перепончатокрылыми, строение личинок здесь также можно объяснить особенностями их образа жизни. Существа, живущие в массе пищи, не нуждаются ни в особых органах передвижения, ни в специально развитых органах чувств (глазах). Им не нужны три пары челюстей, поскольку они питаются только жидкими веществами, а крючки во рту служат не для измельчения пищи, а только для крепления всего тела. С челюстями и их мышечной системой также отпадает необходимость в твердой поверхности прикрепления, *т.е.* роговой головке.

Образ жизни личинок комариного типа в большинстве случаев совершенно иной. Большинству, и даже наиболее типично сформированным из них, приходится отправляться на поиски пищи, независимо от того, являются ли они хищными, такими как *кулициды* и многие другие *немоцеры* (*Corethra*, *Simulium*), или же они питаются растениями, которые в некоторых случаях сплетают в защитную жилую трубу (некоторые виды *Chironomus*). Многие живут в воде и передвигаются с большой скоростью; другие зарываются в землю или в растительные субстанции; и даже те виды, которые питаются грибами, иногда преодолевают большие расстояния, как в хорошо известном случае с “армейским червем”, куда таким образом мигрируют тысячи личинок *Sciara Thomae*.

Итак, два типа личинок в целом соответствуют двум большим группам, на которые, как мне правильно представляется, обычно делятся двукрылые (*genuina*). Следовательно, в этом отношении существует равенство отношений форм - группировка одна и та же, а

несоответствие зависит только от того, что расхождение форм между двумя видами личинок больше, чем между двумя видами воображения.203

То, что расхождение форм у личинок больше, чем у воображаемых, не подлежит сомнению; однако то, что это отдаленное родство форм не может быть отнесено к очень отдаленному общему происхождению, *m.e.* к очень отдаленному кровному родству, не только вытекает из существования переходных форм между двумя подотрядами, но и может быть продемонстрировано здесь, как и в случае с перепончатокрылыми, эмбриональным развитием личинокоподобных личинок.

Семнадцать лет назад я показал204, что личинки *Muscidae*, сформировавшиеся в виде личинок, в эмбриональном состоянии обладали хорошо развитой головой с усиками и тремя парами челюстей, но что позже в ходе эмбрионального развития происходит заметная редукция и трансформация этих частей, так что, в конце концов, четыре головных сегмента выглядят как единое маленькое кольцо, образованное из сросшихся пар верхних челюстей, в то время как так называемая “передняя часть” (первый головной сегмент) вместе с нижними челюстями образует , превращается в присоску-голову, вооруженную крючьями и лежащую внутри тела. На момент написания статьи я не сделал из этих фактов никакого вывода относительно филетического развития этих личиночных форм; так же как и Бютчли шесть лет спустя в точно аналогичном случае с личинками пчел. Вывод, однако, настолько очевиден, что удивительно, что его не сделали до настоящего времени.205

Не может быть никаких сомнений в том, что личинообразные насекомые ни в коем случае не являются древними формами, а, напротив, возникли совсем недавно, на что впервые указал Фриц Мюллер,206 а затем Паккард, 207 и Брауэр,208 и как утверждается в последней работе Пола Майера209 о филогении насекомых.

Двукрылые личинки, очевидно, произошли от личиночной формы, которая обладала роговой головой с усиками и тремя парами челюстей, но у которой не было придатков к брюшным сегментам; следовательно, они являются обычными двукрылыми личинками типа комаров, которые довольно своеобразно видоизменились и приспособились к новому образу жизни, точно так же, как личинки перепончатокрылых являются личинками типа мух-пилильщиков, которые трансформировались подобным образом, хотя и отнюдь не таким образом. Сходство между двумя типами личинок в значительной степени чисто внешнее и зависит от процесса, названного Оскаром Шмидтом “конвергенцией”, *m.e.* от адаптации разнородных форм животных к сходным условиям жизни. Приспособившись к жизни в массе жидкой пищи, гусеничные личинки перепончатокрылых и *типулоподобные*личинки двукрылых приобрели сходный внешний вид и много общего во внутреннем строении, или, короче говоря, достигли значительной степени формообразующего родства, которое, несомненно, имело тенденцию скрывать широкое расхождение в кровном родстве, если бы эмбриологические формы, с одной стороны, и воображаемые - с другой, не предоставили нам объяснения.

Несомненно, представляет большой интерес тот факт, что у другого отряда насекомых — жесткокрылых — личинки, образующиеся в виде личинок, встречаются довольно нерегулярно, и их происхождение здесь можно проследить до точно таких же условий жизни, как те, в

которых появились личинки пчел. Я имею в виду поедающих мед личинок *мелоидных* (*Meloë*, *Sitaris*, *Cantharis*). Этот случай тем более поучителен, что шестиногая личиночная форма еще не дошла до стадии развития внутри яйца, а сохраняется на первой личиночной стадии. На *второй личиночной стадии* сначала предполагается личиночная форма, хотя это, конечно, не так хорошо выражено, как у двукрылых или перепончатокрылых, поскольку ни голова, ни грудные конечности не подавлены так полностью, как у этих отрядов. Тем не менее, эти части значительно продвинулись в процессе трансформации.

Личинообразные перепончатокрылые и двукрылые представляются мне особенно поучительными в отношении основного вопроса о причинах трансформации. Ответ на вопросы: что дает толчок к изменениям? является ли этот толчок внутренним или внешним? едва ли можно дать с большей ясностью, чем здесь. Если эти личинки отказались от своей предковой формы и приобрели широко расходящееся строение, возникшее не только в результате подавления, но частично и в результате принципиально новой дифференцировки (присосковая головка у*мускидных*), и если эти структурные изменения демонстрируют тесную адаптацию к существующим условиям жизни, исходя только из этих соображений, трудно представить, как такие преобразования могут зависеть от действия филетической силы. Последний должен был предвидеть, что точно в тот или иной определенный период времени предки этих личинок были бы помещены в условия жизни, которыесделали бы желательным их видоизменение в личиночный тип. Но если в то же время представления в меньшей степени отличаются от представлений гусеницеподобных личинок, причем это расхождение находится в точной связи с отклонениями в условиях жизни, я, по крайней мере, не вижу, как мы можем избежать следствия, что именно внешние условия жизни вызывают трансформации и побуждают организм к изменениям. Для меня непостижимо, как одна и та же жизненная сила может у одного и того же индивидуума вызвать слабую трансформацию на одной стадии, а на другой - сильную, причем эти трансформации соответствуют по степени более сильным или более слабым отклонениям в условиях жизни, которым подвергается организм на этих двух стадиях; не говоря уже о том факте, что при таких неравных расхождениях идея совершенной системы (творческая мысль) полностью разрушается.

Также не может быть выдвинуто возражение, что мы здесь имеем дело только с незначительными изменениями — не более чем с задержкой развития отдельных органов и так далее, короче говоря, только с теми изменениями, которые могут быть приписаны действию окружающей среды.

Нас здесь так же мало волнует простое угнетение органов в результате задержки развития, как и в случае с усоногими; трансформация и реконструкция всего тела идет даже гораздо дальше, чем у этих ракообразных, хотя и не так заметно внешне. Где мы еще находим насекомых, у которых голова находится внутри полости тела (секториальная головка*мускидных*), и у которых передний сегмент — физиологический представитель головы — полностью состоит из сросшихся усиков и пары верхних челюстей?

Несоответствия в отношениях между формами, однако, чрезвычайно многочисленны в случае двукрылых, и для их тщательного обсуждения потребовался бы специальный трактат. Я могу здесь упомянуть только один случай, потому что неравенство проявляется в данном случае в совершенно противоположном смысле.

Герстекер, который, безусловно, является компетентным энтомологом, делит двукрылых на три трибы, а именно. *подлинные двукрылые*, *куколки* и *афаниптеры*. Последние, блохи, обладают в своих разделенных грудных сегментах и сочлененных губных придатках признаками, столь сильно отличающимися от таковых у настоящих двукрылых и у *куколок*, что Лэтрейл и английские зоологи полностью отделили их от двукрылых и выделили в отдельный отряд.210 Те, кто не согласен с таким расположением, но вместе с Герстекером относит блох к двукрылым, тем не менее, признают, что морфологическое расхождение между *Aphaniptera* и птицекрылыми два других племени гораздо больше того, что существует между последними. Личинки блох полностью сходны по строению с личинками комаров, поскольку они обладают роговидной головой с типичными ротовыми частями и усиками и 13-члениковым телом, лишенным ног. Если бы мы были знакомы только с личинками блох, мы бы причислили их к настоящим двукрылым в подотряде *Nemocera*. Впервые обнаружив такую личинку, мы должны ожидать, что из куколки выйдет маленький комарик.

В то время как образы *Nemocera* и *Aphaniptera*, таким образом, демонстрируют лишь очень отдаленное формальное родство, их личинки очень тесно связаны. Может ли кто-нибудь сомневаться в том, что в данном случае в наибольшей степени разошлась не личинка, а имаго? Не приспособились ли, кроме того, блохи к условиям жизни, сильно отличающимся от условий жизни всех других двукрылых, в то время как их личинки не отличаются в этом отношении от многих других двукрылых?

Таким образом, здесь мы имеем дело с другим случаем неодинакового филетического развития, которое проявляется в совершенно иных отношениях между личинками и воображаемыми. Таким образом, в этом случае, как и в случае с чешуекрылыми, иногда наибольшую трансформацию претерпевает личиночная, а иногда и имагинальная стадия, и, как и в упомянутом порядке, возражение о том, что филетическая жизненная сила производит большие и более важные различия на более высокой имагинальной стадии, чем на низшей или менее развитой личиночной стадии, одинаково неэффективно.

Если, однако, спросить, зависит ли неодинаковое филетическое развитие в данном случае от неодинакового числа преобразующих импульсов, которые две стадии могли испытывать в течение одинакового периода времени, на это следует ответить решительно отрицательно. Неравномерное развитие, очевидно, зависит в этом случае, как и в высших систематических группах чешуекрылых, от неодинаковой ценности частей, затронутых изменениями. Эти части, с одной стороны, имеют небольшое значение, а с другой - большое, для всего строения насекомого. Это показано в последнем упомянутом случае с блохами, где из типичных частей тела только крылья стали рудиментарными, в то время как усики, части рта и ноги, и даже форма и способ сегментации (свободные грудные сегменты), должно быть, претерпели наиболее важные модификации; с другой стороны, их личинки могли претерпеть лишь незначительные изменения, поскольку они все еще сходны по всем типичным частям с личинками комариного типа.

Хотя, следовательно, в этом и подобных случаях с одной стороны вполне могло произойти большее количество преобразующих импульсов, чем с другой, — и действительно, весьма вероятно, что это число не было абсолютно одинаковым, — тем не менее главную причину поразительного несоответствия следует искать не в нем, а скорее в*силе* преобразующих

импульсов, если мне будет позволено использовать эту цифру, или, выражаясь точнее, в важности частей, которые изменяются, и в то же время в величине изменений.

В этом заключении, как мне кажется, подразумевается важный теоретический результат, который еще больше свидетельствует против эффективности филетической силы.

Если так называемые “типичные части” животного полностью исчезают только под действием окружающей среды, и, более того, если эти части могут настолько полностью измениться, что дадут начало совершенно новым и снова типичным структурам (присосковая головка*мускусных*мышек) без того, чтобы типичные части другой стадии развития той же особи были таким образом изменены и преобразованы в новый тип структуры, как мы можем проводить различие между типичными и нетипичными частями в отношении их происхождения? Но если различие существует только в отношении физиологической важности таких частей,*т.е.* Их важности для равновесия всей организации, в то время как в отношении трансформации и подавления в точности те же влияния кажутся эффективными, что и те, которые вызывают изменение или исчезновение так называемых дополнительных частей, где остается какой-либо простор для действия предполагаемой филетической силы? Какое право имеем мы предполагать, что типичные структуры возникают под действием жизненной силы? Тем не менее, это последнее прибежище для тех, кто вынужден признать, что большое количество частей тела или признаков животного может измениться, подавиться или даже появиться в результате воздействия окружающей среды.

IV.
Резюме и заключение.

По завершении расследования на вопрос, озаглавленный вторым разделом этого эссе, должен быть дан отрицательный ответ. Отношение личинок к форме не всегда совпадает с отношением воображаемых, или, другими словами, система, полностью основанная на морфологии личинок, не всегда совпадает с системой, полностью основанной на морфологии воображаемых.

Здесь проявляются два вида неконгруэнтности. Первое возникает из-за разной степени расхождения между двумя систематическими группами в личинках и в воображении, причем эти группы имеют одинаковую протяженность. Вторая форма неконгруэнтности состоит, по существу, в том, что две стадии образуют систематические группы различной протяженности, либо одна стадия составляет группу более высокого порядка, чем другая, и, следовательно, образует группу неодинаковой ценности, либо две стадии образуют группы равной систематической ценности, однако эти группы не совпадают по протяженности, а одна накладывается на другую.

Эта вторая форма несоответствия очень часто связана с первым видом и в основном является прямым следствием последнего.

Причину несоответствий следует искать в неодинаковом филетическом развитии, либо на одну стадию в течение одного и того же периода времени оказало влияние большее количество преобразующих импульсов, чем на другую, либо эти импульсы были разными по силе,*т.е.* затронули части большей или меньшей физиологической ценности, либо повлияли на части равной ценности с неодинаковой силой.

Во всех этих случаях, когда существуют глубоко укоренившиеся различия в форме, можно показать, что они точно соответствуют неравенству в условиях жизни, причем это соответствие идет в двух направлениях, а именно. по силе и протяженности: первое определяет*степень* различия в форме, второе - его *протяженность* в пределах большей или меньшей группы видов.

Различные формы неконгруэнтности проявляются следующим образом:—

(1.) Различная степень расхождения форм между личинками с одной стороны и воображаемыми с другой. Среди чешуекрылых это чаще всего встречается у разновидностей и видов, и есть данные, свидетельствующие о том, что в данном случае трансформирующее воздействие затронуло одну стадию либо отдельно (разновидности), либо, во всяком случае, в большей степени (виды). В последнем случае можно многими способами показать, что одна стадия (личинка) фактически осталась на более старой филетической ступени (*вид Deilephila*). Несоответствия такого рода, полностью зависящие от более частого действия преобразующих импульсов, могут стать заметными только в меньших систематических группах, в более крупных они ускользают от сравнительного изучения. В более высоких группах неравная дивергенция формы может быть вызвана трансформирующими импульсами, воздействующими на части с неодинаковой физиологической и морфологической ценностью, или их влиянием на части равной ценности в разной степени. Однако все эффекты такого рода могут проявиться только после длительного накопления единичных изменений, *т.е.* только в тех систематических группах, для формирования которых требуется длительный период времени. Этим способом мы можем полностью объяснить, почему несоответствия дивергенции форм непрерывно уменьшаются от разновидностей к родам, а затем снова возрастают от родов вверх по семействам, племенам и подотрядам: первое уменьшающееся несоответствие зависит от *неравного числа* преобразующих импульсов, второе увеличивающееся несоответствие зависит от *неравной силы* этих импульсов.

Случаи второго рода встречаются среди семейств чешуекрылых, и особенно в высших группах (*Rhopalocera* и *Heterocera*), и кажутся еще более поразительными в высших группах перепончатокрылых и двукрылых. Таким образом, гусеницеобразные и личиночные формы перепончатокрылых отличаются друг от друга в гораздо большей степени, чем они себе представляют, поскольку последние претерпели полную трансформацию типичных частей; в то время как у гусеницообразных личинок эти части различаются лишь в умеренных пределах. Аналогично и в случае с двукрылыми, у которых личинки, похожие на комаров, более сильно отличаются от личинок личиночного типа, чем комары от настоящих мух. С другой стороны, расхождение между представлениями о блохах и комарах значительно больше, чем между представлениями об их личинках — действительно, личинки блох должны были бы быть отнесены к семейству подотряда коматоподобных личинок, если бы мы хотели провести личиночную классификацию. Этим также становится очевидным, что эти неравные расхождения, когда они происходят в высших систематических группах, всегда в одно и то же

время вызывают вторую форму неконгруэнтности — форму образования неравных систематических групп.

В общем, когда бы ни происходили такие неравные расхождения в высших группах, они идут параллельно с сильным отклонением в условиях жизни. Если они сильнее различаются со стороны личинок, мы обнаруживаем, что строение последних также расходится более широко и что их формовое родство вследствие этого становится более отдаленным (мухи-пилильщики и ихневмоны, мошки и мухи); если, с другой стороны, разница в условиях жизни больше со стороны воображаемых, мы обнаруживаем у последних большее морфологическое расхождение (бабочки и мотыльки, мошки и блохи).

(2.) Вторая главная форма неконгруэнтности состоит в образовании личинками и воображаемыми различных систематических групп, если последние группируются просто по их формовому родству без ссылки на их генетическое сродство. Это несоответствие снова проявляется в двух формах — в образовании групп неодинаковой ценности и в формировании групп, равных по ценности, но неодинаковых по протяженности,*т.е.* перекрывающихся, а не совпадающих групп.

Из этих двух форм первая возникает как прямой результат различной степени дивергенции. Таким образом, личинки блох, из-за их небольшого расхождения с личинками комаров, могли претендовать только на звание*семейства*, в то время как их образы отделены от мошек таким большим расхождением форм, что их правильно причисляют к отдельному *племени* или *подотряду*.

Неравенства в низших группах, разновидностях, можно рассматривать точно таким же образом. Если личинка вида разделилась на две локальные формы, но не на имаго, каждая из двух личиночных форм обладает только рангом*разновидности*, в то время как имагинальная форма имеет ценность *вида*.

Менее просты причины явления, заключающегося в том, что на одной стадии низшие группы могут быть объединены в одну более высокого ранга, в то время как другая стадия не достигает этого высокого ранга. Такое условие представляется особенно сложным, когда две стадии могут быть снова объединены в группы еще более высокого ранга.

Так обстоит дело в трибе *Rhopalocera*, которая основана только на воображении, личинки образуют только семейства бабочек. Однако обе стадии могут быть снова объединены в высшую систематическую группу чешуекрылых.

И в этом случае разница в ценности систематических групп, образованных двумя стадиями, точно соответствует разнице в условиях жизни. Это проявляется очень отчетливо, когда с каждой стороны есть несколько подгрупп, а не когда, как у блох, только одно семейство присутствует как племя с одной стороны, а с другой - как семья. Таким образом, у бабочек, с одной стороны, есть многочисленные семейства, объединенные в более высокий ранг подотряда (воображаемые), в то время как с другой стороны (личинки) группа такого же масштаба не может быть сформирована. В этом примере можно отчетливо показать, что объединение семейств в группу более высокого порядка, насколько это возможно со стороны воображения, точно соответствует пределам, в которых условия жизни отличаются от условий жизни других семейств чешуекрылых. Группе бабочек соответствует столь же обширный круг однородных условий жизни, в то время как личинкам недостает аналогичного единообразия.

Второй вид неравноправного группообразования возникает из—за того обстоятельства, что группы равной ценности могут быть сформированы на двух этапах, но эти группы не обладают одинаковыми ограничениями - они накладываются друг на друга и совпадают лишь частично.

Это наиболее отчетливо видно на примере отряда перепончатокрылых, в котором и личинки, и имагинальные образуют два четко определенных морфологических подотряда, но таким образом, что одна личиночная форма не только преобладает во всем одном подотряде имагинальных, но также выходит за пределы и распространяется на значительную часть другого имагинального подотряда.

И здесь зависимость этого явления от влияния окружающей среды очень отчетлива, поскольку можно продемонстрировать (с помощью эмбриологии пчел), что одна форма личинки — личиночного типа, - хотя строение которой в настоящее время так сильно различается, развилась из другой формы и что она, должно быть, возникла в результате адаптации к определенным широко различающимся условиям жизни.

Эта форма неконгруэнтности всегда связана с неодинаковым расхождением между двумя стадиями одной систематической группы — в данном случае*Теребранции*. Личинки этой имагинальной группы частично обладают гусеницеобразными (*фитофекалиями*) и частично личинообразными (*энтомофекалиями*) личинками и отличаются друг от друга в значительно большей степени, чем пилильщики из ихневмонов.211Таким образом,конечная причина несоответствия заключается в данном случае также в том факте, что одна стадия претерпела более сильные изменения, чем другая, так что более глубокое разделение группы произошло на первой, чем на последней.

Аналогичные несоответствия в отдельных семействах чешуекрылых, возможно, возникли сходным образом, как уже было более ясно показано выше; только в этих случаях мы пока не можем подробно доказать, что строение личинок претерпело более сильные изменения под воздействием особых внешних условий жизни, чем это воображается.

В наименьшей систематической группе разновидностей удалось представить некоторые доказательства этого. Одностороннее изменение здесь частично зависит от*прямого действия* внешних воздействий (сезонный диморфизм, климатические вариации), и можно показать, что эти воздействия (температура) действовали только на одной стадии и, соответственно, вызывали изменения только на ней, в то время как другая стадия оставалась неизменной.

Теперь было показано — на самом деле не в каждом отдельном случае, а для каждого из различных видов несоответствия форм-отношений, — что существует точный параллелизм, соответствующий во всем несоответствию в условиях жизни. Везде, где формы расходятся более широко на одной стадии, чем на другой, мы также обнаруживаем более широкие различия в условиях жизни; везде, где морфологическая система одной стадии не совпадает с морфологической системой другой — будь то в масштабах или ценности групп, — условия жизни на этой стадии также расходятся либо более широко, либо в то же время в других пределах; всякий раз, когда морфологическая группа может быть сконструирована на основе одной стадии, но не на основе другой, мы обнаруживаем, что только на этой стадии существуют определенные общие условия жизни, которые не совпадают на другой стадии.

Закон о том, что расхождение в форме всегда точно соответствует расхождению в условиях жизни212, соответственно, получил подтверждение во всех случаях, когда мы были в состоянии вынести суждение. Неравные расхождения форм в точности соответствуют неравному расхождению в условиях жизни, и общность формы проявляется в тех же пределах, что и общность условий жизни.

Таким образом, эти исследования могут быть завершены следующим законом: У видов сходного происхождения, *m.e.* имеющих одинаковое кровное родство, степень морфологического родства точно соответствует степени различия условий жизни на двух стадиях.

Что касается вопроса о конечной причине трансформации, то этот результат, безусловно, имеет величайшее значение.

На взаимозависимости структуры и функции часто настаивали, но пока это относится только к согласию каждой конкретной формы с каким—то особым образом жизни, эту гармонию все еще можно рассматривать как результат направляющей силы; но когда в метаморфических формах мы не только видим двойное согласие между структурой и функцией, но также и то, что трансформация формы происходит на двух главных стадиях развития последовательными шагами с неодинаковой скоростью и с неодинаковой силой и ритмом, мы должны — по крайней мере, так мне кажется — отказаться от идеи присущей им преобразующей силы; и это становится тем более необходимым, когда, посредством противоположного и чрезвычайно простого предположения, что трансформации являются исключительно результатом реакции организма на действия окружающей среды, все явления — насколько расширяются наши знания о фактах на данный момент - могут быть удовлетворительно объяснены. Трансформация, принуждающая к власти,*m.e.* филетическая жизненная сила, должна быть отброшена на том двойном основании, что она неспособна объяснить явления (неконгруэнтность и неравномерное филетическое развитие), а также потому, что она излишня.

Против второй половины этого аргумента может быть выдвинуто самое большее одно возражение, заключающееся в том, что феномен трансформации не полностью представлен анализируемыми здесь случаями. Поскольку это означает, что весь органический мир, животный и растительный, не был охвачен исследованием, это возражение вполне справедливо. Может быть поставлен вопрос о том, до какого предела мы можем рискнуть расширить результаты, полученные с помощью одной небольшой группы форм. Я вернусь к этому вопросу в последнем эссе.

Но если под этим возражением подразумевается, что ограниченная область исследования позволяет нам на самом деле анализировать только часть происходящих трансформаций,213 и действительно только те случаи, зависимость которых от внешних условий жизни была бы общепринятой, я не упущу возможности еще раз указать в заключении настоящего очерка, что несоответствия, существование которых показано, никоим образом не зависят только от тех более поверхностных признаков, изменение которых в соответствии с внешними условиями жизни легче всего заметить и труднее всего отрицать, но что в определенных случаях случаи (личиночные двукрылые личинки) это именно “типичные” части, которые частично подавляются, а частично преобразуются в совершенно новую структуру. Из древних типичных придатков здесь возникли новые структуры, которые опять-таки имеют полное право считаться

типичными. Эту трансформацию нельзя сравнивать ни с той, которую испытали плавательные придатки *науплиуса,* похожего на *Apus* или *Branchipus*, ставшие нижнечелюстными, ни с трансформацией, которую, должно быть, претерпели передние конечности у рептильных предков птиц. Изменения, о которых идет речь (личинки двукрылых), идут еще дальше и являются более глубокими. Я придаю этому большое значение, потому что здесь мы имеем один из немногих случаев, которые показывают, что типичные части тела в такой же степени зависят от окружающей среды, как и нетипичные структуры, и что первые не только способны адаптироваться к внешним условиям путем небольших модификаций — как это самым поразительным образом показано трансформациями придатков у ракообразных и позвоночных, — но и что эти части могут быть смоделированы по совершенно новому типу, который, будучи усовершенствованным, не дает возможности угадать способ его происхождения. Здесь я могу повторить предыдущее утверждение: Что касается причин их возникновения, то у нас нет оснований проводить различие между типичными и нетипичными структурами.

В заключение можно упомянуть, что к совершенно аналогичным, хотя и менее четко определенным результатам можно прийти, если вместо того, чтобы фиксировать наше внимание на различных стадиях филетического развития систематической группы, мы будем сравнивать только различные функциональные части (органы в широком смысле) организмов.

Между двумя классами явлений развития можно провести полную параллель. Из весьма различных систематических значений, придаваемых систематиками тому или иному органу в группе животных, можно заключить, что отдельные части организма в определенной степени независимы и что каждая из них может изменяться независимо, когда на нее воздействуют либо полностью отдельно, либо в преобладающей степени трансформирующие импульсы, при этом все остальные части организма также не подвергаются трансформации или, по крайней мере, не модифицируются в равной степени. Если бы все части и органы у двух групп животных отличались друг от друга в одинаковой степени, систематическая ценность таких частей была бы совершенно одинаковой; мы могли бы, например, различать и характеризовать два рода семейства мышиных по их почкам, печени, слюнным железам, или по гистологической структуре их волос или мышц, или даже по различиям в их миологии и т. Д. В Равной степени, как и по их зубам, длине пальцев ног и т. Д. Это правда, что такую диагностику еще предстоит попытаться поставить; но можно с уверенностью предсказать, что она не увенчается успехом. Судя по всем имеющимся в настоящее время перед нами фактам, отдельные части — и особенно те, которые связаны в своем физиологическом действии, *m.e.* Система органов — не успевают за изменениями, которые претерпевает вид с течением времени; в один период развивается одна система, в другой - какая-то другая система органов, в то время как другие остаются позади.

Это в точности соответствует результату, уже выведенному из несравненного развития независимых стадий онтогенеза. Если неравенство в филетическом развитии в этом случае выражено более резко, чем в последнем классе случаев, это может быть объяснено большей степенью корреляции, которая существует между отдельными системами органов в любом отдельном организме по сравнению с той, которая существует между стадиями онтогенеза, которые, хотя и развиваются друг от друга, тем не менее почти полностью независимы. Нам следовало бы *априори* ожидать, что здесь существовала бы сильная корреляция, но на самом деле это не так или так лишь в очень малой степени.

Подобно тому, как на стадиях метаморфозы неравенство филетического развития становится тем более стираемым, чем более отдаленными и всеобъемлющими становятся группы, или, другими словами, чем больше период существования сравниваемых групп, так и неравномерное расхождение систем органов стирается по мере того, как мы приводим в сравнение все более крупные систематические группы.

Не исключено — хотя ясного доказательства этого, безусловно, пока нет, — что разновидности предковых видов различались бы только по одному-единственному признаку, такому как волосатость, окраска или отметина, и такие примеры, таким образом, точно соответствовали бы предыдущим случаям, в которых разновидность образовывали только гусеница или бабочка. Однако все более глубокие модификации — такие, например, как те, которые определяют различие между двумя видами, — никогда не ограничиваются одним признаком, но всегда затрагивают несколько, и это можно объяснить корреляцией, которая, как показал Дарвин в случае с собаками, может вызывать модификации в черепе тех пород, которые имеют висячие уши, вследствие только этого последнего признака. Однако следует признать, что модифицирующее воздействие первоначально затронуло бы только один орган. Таким образом, я знаком с двумя видами рода Daphniacea, которые настолько тесно связаны, что их можно отличить друг от друга только путем тщательного сравнения отдельных деталей. Но в то время как большинство внешних и внутренних органов у этих двух видов почти идентичны, сперматозоиды самцов отличаются самым поразительным образом: у одного вида они напоминают по форме австралийский бумеранг, а у другого - сферические! Аналогичный пример представляют *Daphnia Pulex* и *D. Magna*, два вида, которые долгое время смешивали. Почти все части тела здесь совершенно одинаковы, но усики у самцов различаются в значительной степени, как впервые правильно показал Лейдиг.

Аналогичным образом в случае родов может наблюдаться несоответствие такого рода, что отдельные части тела могут отклоняться в большей или меньшей степени, чем соответствующие части в родственном роде. Если, например, мы сравним вид рода Daphniacea,*Sida*, с видом почти родственного рода *Daphnella*, мы обнаружим, что все внешние и внутренние органы в какой—то мере непохожи - тем не менее, некоторые из этих частей отклоняются в особенно большой степени и, без сомнения, трансформировались гораздо сильнее, чем другие. Так обстоит дело, например, с усиками и мужскими половыми органами. Последние у *дафнелл*открываются по бокам задней части тела в виде длинных генеративных органов в форме сапожка, а у*сиды* - в виде маленьких сосочков на брюшной стороне этой области тела. Если мы снова сравним *Daphnella* с близкородственным родом *Latona*, то обнаружим, что ни одна часть в одном из них не похожа в точности на соответствующую часть в другом роде, в то время как некоторые органы отличаются более широко, чем другие. Так обстоит дело, например, с веслоподобными придатками, которые у*Latona* трехгранные, но у *Daphnella*, как и почти у всех других дафниевых, только двухгранные.

В семействах оценка дивергенции форм систем органов и частей тела становится трудной и неопределенной: тем не менее, можно с уверенностью утверждать, что два семейства кладоцветных *Polyphemidae* и *Daphniidae* отличаются друг от друга строением своих веслоподобных придатков гораздо меньше, чем строением других их частей, таких как голова, панцирь, ножки или брюшные сегменты. В систематических группах еще более высокого

порядка, *то есть* в отрядах и еще более в классах, мы могли бы быть склонны считать, что все органы модифицировались в равной степени. Тем не менее нельзя с уверенностью сказать, что почки птицы отличаются от почек млекопитающего в той же степени, в какой перья отличаются от волос млекопитающих, поскольку мы не можем оценить различия между совершенно разнородными вещами — можно только констатировать, что и те, и другие сильно различаются. Здесь также факты не таковы, как можно было бы ожидать, если бы трансформация была результатом внутренней силы развития; не происходит единообразной модификации *всех* частей, но сначала изменяется одна часть (разновидность), а затем другие (вид), и, в целом, по мере увеличения систематического расхождения все части все больше и больше подвергаются трансформации, и все они постоянно имеют тенденцию казаться измененными в равной степени. Это именно то, чего можно было бы ожидать, если бы преобразующие импульсы исходили из окружающей среды. Выравнивание различий, вызванных трансформацией, должно производиться двумя способами; во-первых, путем корреляции, поскольку почти каждая первичная трансформация должна влечь за собой одно или более вторичных изменений, и, во-вторых, потому что с увеличением периода времени первичные трансформирующие факторы должны воздействовать на все более многочисленные части тела.

Здесь также предлагается заманчивая тема, заключающаяся в попытке проследить неравенство филетического развития из-за различных внешних воздействий и продемонстрировать, что отдельные органы, как правило, модифицируются пропорционально различиям в условиях жизни, в которых они подвергались влиянию, причем это действие в течение данного периода времени происходило чаще в случае одного органа, чем в случае других, или, короче говоря, показать связь между причинами и следствиями трансформации.

Однако было бы совершенно преждевременно предпринимать такую работу в настоящее время, поскольку пройдет много времени, прежде чем физиология сможет объяснить тонкие различия, обнаруживаемые морфологией, и, кроме того, потому что у нас пока нет понимания тех внутренних приспособлений организма, которые позволили бы нам *априори* выводить определенные вторичные изменения из данной первичной трансформации. Но до тех пор, пока это невозможно, у нас нет средств отличить коррелятивные изменения от первичных модификаций, их производящих, если только они случайно не возникают под нашим наблюдением.

ПРИЛОЖЕНИЕ I.214
Дополнительные примечания по онтогенезу, филогении и т.д. гусениц.

Онтогенез личинки ночной бабочки.— В предыдущем примечании (67, стр. 166) уже приводились ссылки на наблюдения за количеством ног и геометрическими повадками некоторых недавно вылупившихся личинок *Noctua*. Этот интересный факт в развитии этих насекомых представляет собой весьма поучительное применение принципа онтогенеза к определению истинного родства,*то есть* кровного родства определенных групп чешуекрылых. Хотя предыдущие части этой работы находились в стадии подготовки к печати, были

опубликованы некоторые дополнительные наблюдения по этому вопросу, и я могу воспользоваться настоящей возможностью, чтобы указать на их систематическое значение — на самом деле, не с целью окончательного установления позиций рассматриваемых групп, поскольку наши знания все еще несколько скудны, — а с целью стимулирования дальнейших исследований.

Г-н Х. Т. Стейнтон недавно зафиксировал тот факт, что молодая личинка *Triphæna Pronuba* является полупетлевателем (Ent. Mo. Mag. vol. xvii. с. 135); а в недавно опубликованной истории жизни *Euclidia Glyphica* (*Там же.* с. 210) г-н Г. Т. Порритт утверждает, что эта гусеница является настоящей петлительницей в молодости, но становится полупетлевой, когда становится взрослой. К этим фактам г-н Р. Ф. Логан добавляет (*там же.* стр. 237), что “почти все личинки *Trifidae* при первом вылуплении становятся полупетлевыми”. *Cymatophorae* кажутся исключением, но мистер Логан указывает, что этот род совершенно аберрантный и, по-видимому, связан с *Tortricidae*. Суммируя результаты этих и упомянутых ранее наблюдений, будет видно, что этот характер развития в настоящее время установлен в случае видов, принадлежащих к следующим семействам секции*Genuinae*:—*Leucaniidae*, *Apameidae*, *Caradrinidae*, *Noctuidae*, *Orthosiidae*, *Hadenidae* и *Xylinidae*, а также других*Trifidae* (за исключением *Cymatophora*).215 Личинки *Minores* и *Quadrifidae*, как правило, полукольцовочники во взрослом состоянии и могут быть настоящими петлителями в молодом возрасте, хотя требуются дальнейшие наблюдения по этому вопросу. Эти факты указывают на вывод о том, что *ночные* в целом филетически моложе, чем *геометрические*, в то время как *настоящие* и *бомбообразные* продвинулись в филетическом развитии дальше, чем *миноры* и *квадрифиды*. Таким образом, последние два раздела наиболее тесно связаны с*Геометрией*, как правильно показано расположением, приведенным в “Руководстве” Стейнтона; в то время как расположение, принятое в “Списке синонимов” Даблдея, где *Геометрия* предшествует *Ночи*, скорее всего, ошибочно.

Дополнительные описания личинок сфинксов.—В предыдущем эссе “Происхождение отметин у гусениц” доктор Вайсман уделил особое внимание личинкам *сфингид* и использовал для этой цели, в дополнение к своим собственным исследованиям онтогенеза многих европейских видов, рисунки из основных работ, посвященных этому семейству, опубликованных ко времени появления его эссе (1876).216 Для того, чтобы расширить эту часть темы, я добавил ссылки на более поздние описания и рисунки сфинкса - личинки, опубликованные Бурмейстером и А. Г. Батлером, и я постарался в этих случаях, насколько это возможно, отнести гусениц к их правильному положению в соответствующих группах, основанному на онтогенезе и филогенезе их союзников. Однако очевидно, что для целей данной работы рисунки или описания взрослых личинок представляют незначительную ценность, за исключением сравнительной морфологии отметин; и даже эта область предмета приобретает истинное биологическое значение только тогда, когда рассматривается в свете онтогенеза. Поскольку наши знания о последних все еще остаются наиболее неполными в случае экзотических видов, в настоящее время было бы преждевременно пытаться составить какую-либо генеалогию всего семейства, и я здесь лишь расширю тему, добавив несколько интересных описаний видов, сделанных на основе наблюдений полевых натуралистов и содержащих замечания по естественной истории насекомых.

Мистер К. В. Райли в своем “Втором ежегодном отчете о вредных, полезных и других насекомых штата Миссури, 1870 год” приводит цифры и описывает ранние стадии и взрослые формы

некоторых личинок подсемейства *Chærocampinae, питающихся виноградной лозой,*. Взрослая личинка *Philampelus Achemon*, Drury, “имеет длину около 3 с половиной дюймов при ползании, которое осуществляется серией внезапных рывков. Третий сегмент самый большой, второй почти вдвое меньше его, а первый еще меньше, и в состоянии покоя два последних упомянутых сегмента частично втягиваются в третий.... Молодая личинка зеленая, с длинным тонким красноватым рогом, поднимающимся из одиннадцатого сегмента и загибающимся по спинке”. Затем м-р Райли утверждает, что взрослые особи иногда бывают такими же зелеными, как и молодые, но “чаще они приобретают бледно-соломенный или красновато-коричневый цвет, а длинный загнутый рог неизменно заменяется тщательно отполированным линзовидным бугорком”. Изображенный образец был бледно-соломенной разновидностью, этот цвет углублялся по бокам и, наконец, переходил в насыщенно-коричневый. Отметины, по-видимому, состоят из прерывистой коричневой линии спины, непрерывной подкорковой линии того же цвета и шести косых зубчатых белых полосок по бокам. Адаптированы ли цвет и маркировка к виноградной лозе, как в случае с двумя разновидностями диморфного*вида Chærocampa Capensis* (*см.*), не указано. Личинка *Philampelus Satellitia*, Linn., при вылуплении и в течение некоторого времени после этого “зеленая с розовым оттенком по бокам и с чрезвычайно длинным прямым розовым рогом на хвосте. Этот рог вскоре начинает укорачиваться и, наконец, сворачивается, как собачий хвост.” По мере взросления цвет насекомого меняется на красновато-коричневый, а хвостовой рог полностью теряется при третьей линьке. Основные отметины представляют собой пять косых кремово-желтых пятен с черным кольцом на сегментах 6-10 и бледной подкорковой линией. Гусеница ползет серией внезапных рывков и часто “яростно мотает головой из стороны в сторону, когда встревожена”. “В состоянии покоя он отводит назад переднюю часть тела и втягивает голову и первые два сустава в третий”. Два момента, связанные с этими видами, представляют интерес в связи с настоящими исследованиями. Зеленый цвет и наличие длинного хвостового рога в молодом возрасте показывают, что эти личинки, как и личинки *Chærocampa Elpenor* (стр. 178), *C. Porcelus* (стр. 184) и *Philampelus Labruscae* (стр. 195, примечание), произошли от предков, которые обладали этими признаками во взрослом состоянии.217 Следующий интересный момент - это отношение сигнал тревоги, принимаемый этими личинками и осуществляемый втягиванием головы и двух передних сегментов в третий.218 Важность этого в связи со сходным поведением глазчатых видов будет очевидна при чтении замечаний на странице 367, касающихся начальных стадий образования глазных пятен. Другими видами, описанными мистером Райли, являются *Chærocampa Pampinatrix*, Smith and Abbot, и *Thyreus Abboti*, суэйнс. На последнее уже ссылались (стр. 256).

В статье “О коллекции чешуекрылых из Кандахара” (Proc. Zoo. Соч., 4 мая 1880 г.), г-н А. Г. Батлер описал и вычислил на основе материалов, предоставленных ему майором Хаулендом Робертсом, личинок трех видов*Sphingidae*. *Chærocampa Cretica*, Boisd., питается виноградной лозой; из 100 исследованных образцов не было ни одной черной разновидности, в то время как у другого близкородственного вида, обнаруженного в Джутоге и Кашмире, личинка, как утверждается, так же часто бывает черной, как и зеленой. Общий цвет гусеницы гармонирует с окраской нижней стороны виноградных листьев; у нее нитевидная спинка и бледно-желтая подпороговая линия; также “подпороговый ряд глазных пятен, каждое из которых состоит из зеленого пятна в желтом овале, первое пятно на пятом сегменте является самым крупным и наиболее отчетливым, пятна на каждом последующем сегменте становятся меньше, более уплощенными и менее отчетливыми, пока не теряются на двенадцатом сегменте, иногда

становясь нечеткими после седьмого или восьмого сегмента; эти пятна различимы только как глазные пятна на пятом и восьмом сегментах". шестые сегменты, которые на шестом более плоские, чем на пятом, те, что на остальных сегментах, выглядят как черточки, пока личинка зеленая, но больше похожи на глаза из-за их меняющегося цвета при полном кормлении." Изменение, о котором здесь идет речь, - это темно-коричневая окраска, которую обычно принимают зеленые личинки сфинксов перед окукливанием, и которая, как я уже указывал в другом месте (Proc. Zoo. Soc., 1873, с. 155), вероятно, является приспособлением, выгодным для таких личинок, когда они ползают по земле в поисках подходящего места для укрытия. Сделав необходимую поправку на другой способ подсчета сегментов, можно увидеть, что первичные глазки этого вида находятся в том же положении, что и у других видов этого рода, как описано в предыдущей части этого эссе, и что он принадлежит ко второй филетической группе, рассмотренной на стр. 193. Интересный факт, что этот вид не проявляет диморфизма, в то время как близкородственная форма из Кашмира является диморфной, показывает, что у данного вида не произошло процесса двойной адаптации; и, вероятно, будет установлено, что это связано с образом жизни,*m.e.* насекомое, хорошо приспособленное к цвету своего пищевого растения, не может прятаться на земле днем. Гусеница *Deilephila Robertsi*, Butl., обнаружена в Кандахаре на разновидности *молочая*, растущего на скалистых холмах, и ее количество настолько велико, что в конце мая на каждом растении, на котором еще оставались листья, было несколько личинок, питавшихся ею. "Личинки очень красивы и бросаются в глаза, и сильно различаются по окраске в зависимости от разных стадий их роста". Общая окраска черная с белыми точками и пятнами; на спинке имеется ряд крупных округлых пятен, по одному на каждом сегменте, белого, желтого, оранжевого или красного цвета; спинная полоса разного цвета, иногда присутствует лишь частично или вообще отсутствует. "В конце мая большинство найденных личинок имели другой вид; черный цвет более или менее исчез, а вместе с ним и многие маленькие белые пятнышки. В некоторых случаях черный цвет остается только в виде кольца вокруг более крупных белых пятен; поэтому основной цвет становится желтовато-зеленым или желтым, варьируя очень значительно ". Личинка не меняет окраску до окукливания. Этот вид, согласно приведенному контурному рисунку (*лок. цит. по*, стр. XXXIX, рис. 9), по-видимому, принадлежит к первой из групп доктора Вейсмана, включающей *D. Euphorbiae*, *D. Dahlii* и *D. Nicæa* (см. стр. 199), и, следовательно, находится на седьмой филетической стадии развития (стр. 224). Судя по записанным привычкам, наиболее вероятным представляется, что окраска и отметины этой гусеницы являются сигналами о неприятном запахе. Вызывает большое сожаление, что майор Робертс не увеличил ценность своего описания этого вида, добавив некоторые наблюдения или эксперименты, имеющие отношение к этому пункту.*Eusmerinthus Kindermanni*, Ледерер, питается ивой. "Общая окраска зеленая, покрыта мелкими белыми точками и семью длинными бледно-желтыми косыми боковыми полосами. (Основной цвет такой же, как у листьев ивы, которыми питается личинка, желтые полосы такие же, как на черешках листьев, а голова и настоящие ножки похожи на молодые ветви)." Поскольку ни одна линия спины не упоминается и не изображена, этот вид следует рассматривать как относящийся к третьей стадии филетического развития (см. стр.242).

Недавно у меня была возможность изучить большое количество рисунков личинок сфинксов, находящихся во владении мистера Ф. Мура, и среди тех видов, которые не упоминались в предыдущих частях этой работы, можно заметить следующее:-*Chærocampa Theylia*, Linn., как и *Ch. Lewisii* (примечание 82, стр. 194), по—видимому, является другой формой, соединяющей вторую и третью филетические группы этого рода. *Ч. Клото*, Друри, принадлежит к третьей

группе (рисунок Семпера; см. Примечание 3 к настоящему Приложению). Личинка*Ch. Lucasii*, Walk., предлагает другой пример сохранения подплечной линии у глазчатых видов. Личинка *Ch. Лицетус*, Крам., описания которого мистер Мур был так любезен, что показал мне, сделанные на различных стадиях роста, представляют много интересного. Он относится к третьей филетической группе, и все глазки появляются на очень ранней стадии. Диморфизм проявляется также у молодых личинок, некоторые из которых зеленые, а другие черные, факт, который может быть объяснен законом "обратного переноса" (см. стр.274). Наиболее наводящей на размышления особенностью является хвостовой рог, который у молодой гусеницы, как утверждается, *свободно подвижен*. Возможно, что этот рог, которым раньше обладали предки *сфингид* и который теперь сохранился у многих родов, является остатком жгутикового органа, имеющего функцию, сходную с головными щупальцами *папилио-личинок*или с хвостовыми придатками*дикрануры* (см. стр. 289).

Lophostethus Dumolinii, Ангас.Личинка этого вида настолько заметно отличается от личинок всех других *Sphingidae*, что я счел это достаточно интересным, чтобы опубликовать следующее описание, любезно предоставленное мистером Роландом Трименом, который в ответ на мое заявление прислал следующие примечания: "Мои знания об очень замечательной личинке этого крупного и любопытного смеринтообразного бражника почерпнуты из фотографии покойного доктора Дж. Э. Симана, а также из рисунков и заметок, недавно предоставленных мистером У. Д. Гучем. Окрас зеленовато-белый, переходящий в серый, причем у самца присутствует желтый, а у самки - голубоватый оттенок. Все сегменты, кроме второго и головного, имеют крепкие черные шипы, отливающие стальным синим блеском и отходящие от бледно-желтого бугорчатого основания. Самые длинные из этих шипов расположены в два дорсальных ряда с четвертого по одиннадцатый сегмент, пары на четвертом и пятом сегментах длиннее остальных, очень прямые и вооружены короткими простыми шипиками на трех четвертях верхней оконечности. Анальный рог, который короче шипов, имеет тот же характер, что и последние, покрыт колючками и сильно наклонен назад. Два боковых ряда похожих более коротких шипов тянутся от четвертого до 12-го сегмента, и на каждом из сегментов 6-11 пространство между верхним и нижним шипами отмечено заметным бледно-желтым пятном. Два ряда похожих колючек поменьше тянутся с каждой стороны (под двумя рядами более крупных) от второго до тринадцатого сегмента, причем одна колючка самого нижнего ряда находится на мясистом основании каждой ножки. Все передние конечности белые у основания и красновато-коричневые за пределами. Голова гладкая, у взрослых особей без опушки, зеленовато-белая с двумя продольными красновато-коричневыми полосами на лице.

"У молодых личинок пропорционально намного более длинные и прямые шипы с отчетливыми длинными шипиками на них. Кроме того, есть короткая пара, либо на затылке, либо на втором сегменте. Более того, спинные шипы третьего и четвертого сегментов, а также анальный рог (который довольно прямостоячий и самый длинный из всех) длиннее остальных и отчетливо*раздвоены* на своих концах.

"Мистер Гуч отмечает, что этих молодых личинок можно легко принять за *акрей*, и предполагает, что это может защитить их. Он также утверждает, что желтые боковые пятна можно заметить только после последней линьки перед окукливанием и что общее сходство личинки по цвету с увядшими листьями ее пищевого растения, вида *домбея*.

Раздвоенный хвостовой рог у молодой личинки этого вида представляет интерес в связи с аналогичным характером этого придатка у молодой гусеницы *Hyloicus Pinastri*, стр. 265.

Сохранение подпоршневой линии глазчатыми личинками.—В отношении глазных пятен личинок *Chærocampa*уже было показано, что эти отметины развились из подпороговой линии и что, в соответствии с их функцией как средства внушения страха, эта линия у большинства видов была устранена в ходе филогенеза из тех сегментов, на которых находятся глазные пятна, чтобы придать последнему полный эффект (см. стр.379). В соответствии с законом, согласно которому признак, ставший бесполезным, постепенно исчезает, подглазничный более или менее отсутствует у всех тех видов, у которых глазки развиты наиболее совершенно; и легко представить, что в случаях, когда существует адаптация к листве, подавление этой линии при определенных условиях было бы ускорено естественным отбором. С другой стороны, возможно, что подпороговая линия при других условиях может быть полезна для защитно окрашенных глазчатых видов, имитируя какую-то особую часть пищевого растения, и при таких обстоятельствах ее сохранение было бы обеспечено естественным отбором.

Такой пример предлагается*Chærocampa Capensis*, Linn.; и поскольку этот случай особенно поучителен, поскольку также проливает свет на сохранение подплечья у определенных видов, имеющих косые полосы (см. стр. 377, и примечание 166, стр. 378), я приведу здесь некоторые подробности, касающиеся этого вида, которые были сообщены мне мистером Роландом Трименом, хорошо известным куратором Южноафриканского музея в Кейптауне. Гусеница*C. Capensis*, как и многие другие виды рода, диморфна: одна форма ярко (довольно бледно) зеленая, а другая, гораздо более редкая из двух, тускло-розовато-красная. Обе эти формы адаптированы по цвету к лозе, на которой они питаются, причем красная разновидность в некоторой степени соответствует увядшим листьям культурных лоз, но в большей степени молодым побегам и нижней стороне листьев местной южноафриканской лозы (*Cissus Capensis*), которой она также питается. У этого вида есть два глазных пятна в обычном положении; они описаны как сине-серые с белым кольцом и приподнятые так, что немного выступают вперед. Подплечье белое, снизу окаймлено широким голубовато-зеленым пятном с белыми точками и пересечено нечетким белым косым лучом на каждом сегменте. Эти последние отметины, вероятно, являются остатками косой полосатости, которой ранее обладал прародитель этого и других видов рода (см., например, рис. 25,Стр. IV., одна из молодых стадий *C. Porcelus*). Возможно, что эти рудиментарные косые полосы теперь помогают личинке адаптироваться к пищевому растению, но этого нельзя решить, не увидев насекомое*in situ*.

Поддорсальная линия проходит сразу за вторым глазным пятном до основания очень короткого и сильно изогнутого фиолетового анального рога. По поводу защитной окраски мистер Тримэн пишет: “Трудность увидеть этих крупных и красиво окрашенных личинок на виноградных лозах весьма удивительна; шесть или более личинок могут быть в пределах видимости, и все же их совершенно не заметить. Подкорковая полоса значительно помогает их скрыть, так как она хорошо передает при искусственном освещении и тени стебли виноградной лозы ”. Когда эта личинка убирает свои передние сегменты, глазные пятна выделяются очень угрожающе; но, несмотря на это, ее с жадностью поедают птицы и сорокопуты (*Fiscus Collaris*), и мистер Тримэн также обнаружил, что ручной сурикат (*Rhyzæna Suricata*) и крупный варан (*Regenia Albogularis*) не отказались от них. Неспособность глазных пятен вызывать ужас в этих конкретных случаях не

может рассматриваться как опровергающий их полезность во всех случаях. Всегда следует иметь в виду, что ни один защитный признак не может быть полезен против*всех* врагов; естественный отбор требует только, чтобы такие признаки были выгодны по отношению к большинству врагов любого вида, и дальнейшие эксперименты с этой гусеницей могут показать, что у более мелких врагов глазные пятна эффективны как средство вызывания тревоги. Особый интерес представляет диморфизм личинки *C. Capensis*, хотя мы еще недостаточно знакомы с повадками этого вида, чтобы предложить полное объяснение. Согласно выводам доктора Вейсмана (стр. 297), диморфизм *личинок*Chærocampa - происходит из-за двойной адаптации: насекомые сначала приобрели привычку прятаться днем, а затем в результате естественного отбора была получена темная форма, чтобы приспособить такие разновидности к цвету почвы, в то время как другие сохранили зеленый цвет, который придает им листву их пищевых растений. В соответствии с этим,*у C. Capensis* может быть похожая привычка прятаться, или (если окажется, что это не так) возможно, что это насекомое в прежний период обладало этой привычкой и питалось каким-то другим растением, когда оно стало бы диморфным описанным способом, и *существующий* диморфизм может быть пережитком более древнего диморфизма, красная форма (соответствующая более старой темной форме) была впоследствии модифицирована таким образом, чтобы также адаптироваться к новому пищевому растению. Много света было бы пролито на это при изучении онтогенеза вида.

Фитофагическая изменчивость.—Ряд наблюдений, касающихся фитофагической изменчивости личинок сфинксов и других гусениц, был зарегистрирован в предыдущемпримечании (стр. 305), а также упоминались пищевые растения *Acherontia Atropos* в Южной Африке (примечание 121, стр. 263). Теперь я могу добавить некоторые дополнительные наблюдения об этом виде из заметок, предоставленных мне мистером Роландом Трименом, который утверждает, что в течение многих лет он замечал, что на мысе Кейп эта личинка сильно различается по глубине и оттенку зеленого основного цвета, причем изменчивость находится в строгом соответствии с цветом листьев конкретного растения, которым питается особь. Это явление было особенно заметно у личинок, питающихся *Buxia Grandiflora*, кустарником, широко выращиваемым в садах, у которого очень тусклая бледно-серовато-зеленая листва. Другой поразительный случай был замечен у нескольких очень мелких гусениц, питавшихся большим кустарником*Solanum*, которые, за исключением ярко-желтых полос, окаймляющих спинные фиолетовые полосы, в целом были тускло-охристо-желтыми, как листья и стебли *Solanum*. На растениях с ярко-зелеными или темно-зелеными листьями окраска личинок почти полностью совпадает. Мистер Тримэн добавляет: “Эти замечания относятся в основном к нижней стороне, передним лапам и нижним боковым областям, при этом фиолетовая и желтая окраска спины меняется незначительно. Обеспечиваемая защита очень существенна, поскольку личинки почти всегда цепляются за нижнюю сторону веточек своих пищевых растений, так что их равномерно окрашенная нижняя поверхность направлена вверх и обращена к свету, а пестрая верхняя поверхность обращена вниз ”.

Эти наблюдения имеют первостепенное значение не только как добавление еще одного примера к зарегистрированным случаям изменчивости фитофагов, но и как доказательство того, что благодаря этой изменчивости был приобретен защитный навык. Следует надеяться, что такое многообещающее поле для экспериментальных исследований, которое предлагает этот и аналогичные случаи, недолго будет оставаться неисследованным. При рассмотрении проблемы в первую очередь необходимо решить два главных вопроса: (1) Является ли изменчивость действительно фитофагической,*т.е.* Действительно ли цветовые вариации

вызваны химико-физиологическим действием пищевого растения? и (2) Восприимчивы ли личинки в какой-либо период роста к действию фитофагических воздействий? Первый вопрос можно было бы решить, скармливая личинкам из одной и той же партии яиц разные пищевые растения с периода их вылупления. Второй вопрос можно было бы решить, изменив пищевые растения серии отобранных образцов на различных стадиях роста и наблюдая, произошло ли какое-либо изменение окраски. В соответствии с принципами, отстаиваемыми в предыдущем примечании (стр. 305), возможно *априори*, что изменчивость фитофагов может происходить в результате прямого химико-физиологического воздействия, совершенно независимо от того, что какое-либо изменение цвета имеет защитное значение. Таким образом, в случае ярко окрашенных неприятных видов фитофагическая изменчивость может иметь полную силу, но в случае съедобных видов с защитной окраской фитофагическая изменчивость будет находиться под контролем естественного отбора. Эти соображения поднимают вопрос, представляющий наибольший теоретический интерес в связи с этим явлением. Если фитофагическая изменчивость может иметь полную силу, неконтролируемую естественным отбором, у ярко окрашенных гусениц, не должно ли это явление быть более распространенным у таких видов, чем у тех, которые окрашены защитным образом? Хотя наши знания по этому вопросу все еще очень несовершенны, на самом деле ярко окрашенные личинки, насколько я смог установить, не кажутся восприимчивыми к фитофагическим воздействиям. Но это кажущееся противоречие, вместо того чтобы противоречить, на самом деле подтверждает вышеприведенные взгляды, как станет ясно при дальнейшем рассмотрении. Окраска охраняемых видов в целом значительно уступает по яркости окраске несъедобных видов, так что любой фитофагический эффект был бы более заметен у первых, чем у последних, у которых, по-видимому, в большинстве случаев достигнут максимально возможный уровень яркости. В настоящее время фитофагические вариации окраски, по-видимому, незначительны, или, другими словами, такие вариации колеблются в сравнительно ограниченных пределах, и поскольку известные в настоящее время случаи в основном *адаптивные*, правомерно заключить, что они были произведены и доведены до своего нынешнего уровня естественным отбором, *т.е.* Что они возникли в результате фитофагических влияний как причины изменчивости. Следовательно, начальные стадии фитофагических вариаций должны были быть еще менее заметны, чем доведенные до совершенства конечные результаты; и это приводит к выводу, что мельчайшие вариации этого признака имели достаточное значение для видов с защитной окраской, чтобы быть использованными естественным отбором. Но незначительные вариации у личинки тусклоокрашенной, как указывалось ранее, произвели бы сравнительно гораздо больший эффект, чем такие вариации у ярко окрашенных видов; и поскольку для первых требуется защита, первоначальные фитофагические эффекты будут накапливаться, а способность к адаптации будет обеспечиваться продолжающимся действием естественного отбора, в то время как у ярко окрашенных видов, где сила адаптации не требуется, эта причина вариации не только привела бы к результату, который по сравнению с его воздействием на тусклоокрашенные виды можно рассматривать как “исчезающую величину”, но этот результат был бы слишком незначительным, чтобы его можно было рассматривать как “исчезающую величину”. следует воспользоваться преимуществами естественного отбора, который в этих случаях имеет дело только с большими "количествами" и стремится сделать гусениц как можно более блестящими. Тот факт, что ярко окрашенные неприятные личинки не проявляют фитофагической изменчивости, на мой взгляд, объясняется непосредственно этими соображениями; конечная причина фитофагической изменчивости, рассматриваемая как химико-физиологическое действие, требует дальнейшего изучения.

Половая изменчивость личинок.—Поскольку большинство отметин гусениц можно объяснить двумя факторами адаптации и наследования, или, другими словами, их нынешними и прошлыми отношениями к окружающей среде, и поскольку половой отбор не мог играть прямой роли в возникновении этих окрасов и отметин, я чувствую себя обязанным записать здесь несколько наблюдений над половыми различиями личинок в дополнение к уже описанным случаям *Anapae* и *Orgyia* (примечание i., стр. 308) и о *Lophostethus Dumolinii* (стр. 527).

Г-н К. В. Райли утверждает219 в отношении личинки *Thyreus Abboti*, что основной цвет, по-видимому, зависит от пола, доктор Моррис описал насекомое как “красновато-коричневое с многочисленными светло-зелеными вкраплениями” и прямо заявил, что “*самка* однородного красновато-коричневого цвета с прерывистой темно-коричневой линией спины и поперечными полосами”. Г-н У. Д. Гуч, который выращивал южноафриканских бабочек *Nymphalis Citheron* и *H. Брут* из “Их личинок” утверждает,220 что они "отличались половым путем в обоих случаях". От *Брута* произошли лишь немногие, но от *Китерона* - многие. “Половое отличие последних заключалось в том, что у самок было большое кремовое пятно на спинной поверхности, которое отсутствовало или было показано только точкой у самцов, и окраска была более яркой по краям передних рогов”.

Хотя такие случаи в настоящее время кажутся необъяснимыми, они представляют интерес как примеры тех “остаточных явлений”, которые, как хорошо известно, во многих отраслях науки так часто служили важными отправными точками для новых открытий и обобщений.221

ПРИЛОЖЕНИЕ II.

Следующая статья доктора Фрица Мюллера222 является третьей в серии сообщений о бразильских бабочках, опубликованных в “Космосе”, и поскольку она имеет отношение к исследованиям, о которых стало известно в третьем эссе настоящей работы, я приведу здесь перевод с разрешения издателя, герра Карла Альбертса.

“Акрея и бабочки Маракуйя в виде личинок, куколок и воображений.

В глубоком эссе ‘Филетический параллелизм у метаморфных видов" Вейсман показал, что в случае чешуекрылых стадии развития личинки, куколки и имаго различаются независимо, и что изменение, происходящее на одной стадии, не оказывает влияния на предшествующую и последующие стадии, так что ход, которому следовали отдельные стадии в истории их развития, не во всех случаях был одинаковым. Это отсутствие согласия может проявляться как в неравном расхождении форм взаимоотношений, так и в неравном формировании групп. Что касается неодинаковой дивергенции формы, то гусеницы иногда более тесно связаны по форме, чем они себе представляют, а в других случаях имеет место обратное. Что касается неравного формирования групп, опять же, возможны два случая; личинки и воображаемые могут образовывать группы неодинаковой ценности, причем на одной стадии формируются группы более высокие или более низкие, чем на другой, или они могут образовывать группы

неодинакового размера, *m.e.* группы, которые не совпадают, но которые перекрываются. Следовательно, родство по форме и кровное родство не всегда согласуются; сходство между гусеницами привело бы к совершенно иному устройству, чем то, которое является результатом сходства между воображаемыми животными, и вполне вероятно, что ни одно из этих устройств не соответствовало бы реальным отношениям.

Отталкиваясь от этого факта, который он устанавливает на многочисленных примерах, Вейсман переходит к тому, чтобы наиболее убедительно показать, что врожденной способности к развитию или трансформации, подобной той, которая была принята под различными названиями многими приверженцами теории развития,не существует, но что каждая модификация и прогресс у видов были вызваны внешними воздействиями.

“Прекраснейшую иллюстрацию отсутствия "филетического параллелизма", как Вейсман определяет различные взаимоотношения форм личинок, куколок и воображает, дают пять родов*Acræa*, *Heliconius*, *Eueides*, *Colænis* и *Dione* (= *Agraulis*). Этот пример кажется мне особенно ценным, потому что он представляет собой редкий случай, когда куколки демонстрируют большие различия, чем личинки и воображают.

Виды, личинки и куколки которых я наблюдал, - это *Acræa Thalia* и *Alalia*, *Heliconius Eucrate*, *Eueides Isabella*, *Colænis Dido* и *Julia*, *Dione Vanillae* и *Juno*; кроме них, я заметил куколку*Eueides Aliphera*.

Нижеследующие замечания применимы только к этим видам, хотя мы можем с большой долей вероятности предположить, что все родственные формы — за исключением, возможно, широко распространенного вида *Acræa*— будут демонстрировать сходные признаки со своими бразильскими представителями.

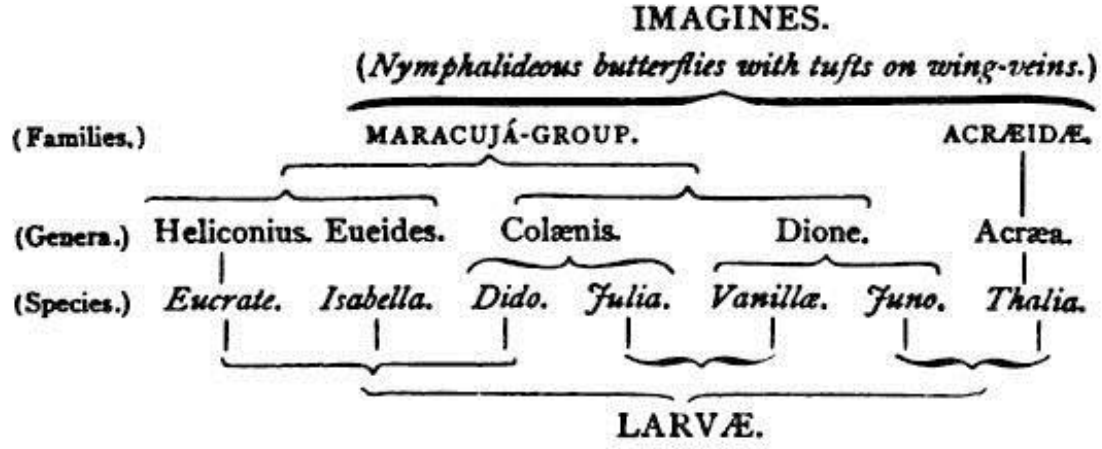
“Представители пяти упомянутых родов образуют два четко очерченных семейства, *Acræidae* и бабочки группы Маракуйя.223 Последнее включает три рода *Heliconius*, *Eueides* и *Colænis*, которые отличаются лишь очень незначительными признаками; *Eueides* отличается от *Heliconius* более короткими усиками, а *Colænis* отличается от *Colænis Eueides* в том, что дисковидная ячейка задних крыльев открыта. Род *Dione* еще больше отличается другим строением ног и серебристыми пятнами на нижней стороне крыльев. Некоторые виды самым поразительным образом напоминают представителей других родов и гораздо ближе как по окраске, так и по маркировке и даже по форме крыльев, чем их собственные сородичи. Так обстоит дело с *Acræa Thalia* и *Eueides Pavana*, с *Heliconius Eucrate* и *Eueides Isabella*, а также с *Eueides Aliphera* и *Colænis Julia*, которые обманчиво похожи, и последние два связаны с*Дионой Юноной*, по крайней мере, верхней стороной крыльев. Трудность суждения о взаимоотношениях отдельных видов, таким образом, значительно усугубляется; невозможно сказать, в какой степени это сходство следует отнести за счет кровного родства, а в какой - за счет обманчивого подражания.

“Как личинки, все бразильские виды должны быть отнесены *к одному роду*, поскольку они точно совпадают по количеству и расположению своих шипов (4 шипа, не в поперечном ряду, на сегментах 2 и 3; 6 шипов, в поперечном ряду, на сегментах 4-11; 4 шипа, не в поперечном ряду, на последнем (12-м) сегменте). В этом отношении они отличаются друг от друга гораздо меньше, чем немецкие виды*Vanessa*, такие, например, как *V. Io* или *Antiopa* из *V. Polychloros*, *Urticae*и*Atalanta*.224 У личинок *Acræa Thalia* определенно отсутствуют две колючки на голове,

которые есть у других, и, с другой стороны, у них хорошо развита пара колючек на первом сегменте, которые у большинства других видов полностью отсутствуют; но это не оправдывает их разделения, поскольку головные колючки у других видов полностью отсутствуют. *Heliconius*, *Eueides* и *Colænis Dido*, которые имеют значительную длину, короче, чем у следующего сегмента у *Colænis Julia* и *Dione Vanillæ*, а у *Dione Juno* они сокращаются до двух мельчайших точек, у этого последнего вида также имеется короткая пара на первом сегменте. Личинка *Dione Juno*, таким образом, столь же тесно связана с личинкой *Acræa Thalia*, как и с личинкой ее сородича *Dione Vanillae*.

“Если бы было желательно сформировать две отдельные группы личинок, это не могло бы быть осуществлено на основе их различий в форме, а могло бы быть основано только на их пищевых растениях. Личинки *Heliconius*, *Eueides*, *Colænis* и *Dione* питаются видами маракуйи (Passiflora); личинки *Acræa Thalia* и *Alalia* - составными (*Mikania* и *Veronia*). Эти личиночные группы соответствовали бы тем, которые основаны на отношениях форм воображаемых, но в отличие от имагинальных групп, которые могут быть сформированы в семьи, они вряд ли обладали бы родовой ценностью.

“Если мы расположим отдельные виды гусениц в соответствии с их сходством, это расположение не согласуется с тем, которое основано на сходстве воображаемых, даже если мы не будем принимать во внимание различные значения групп. Результат примерно следующий:—



ВООБРАЖАЕТ.

(Нимфоподобные бабочки с хохолками на жилках крыльев.)

(Семьи.) МАРАКУЯ-ГРУППА. ACRÆIDÆ.

(Роды.) Геликоний. Эвейдес. Коленис. Диона. Акрея.

(Вид.) *Эвкрат*. *Изабелла*. *Dido*. *Джулия*. *Ваниль*. *Юнона*. *Талия*.

ЛИЧИНКА”.

* * * * *

[Далее следуют замечания о повадках личинок в связи с их окраской и т.п., которые уже приводились в качестве иллюстрации использования защиты от шипов (примечание 133, стр. 293). Из этих фактов автор делает вывод, что родственные связи гусениц зависят скорее от их образа жизни, чем от кровного родства, предполагая, что последнее правильно выражается принятой в настоящее время системой представлений.]

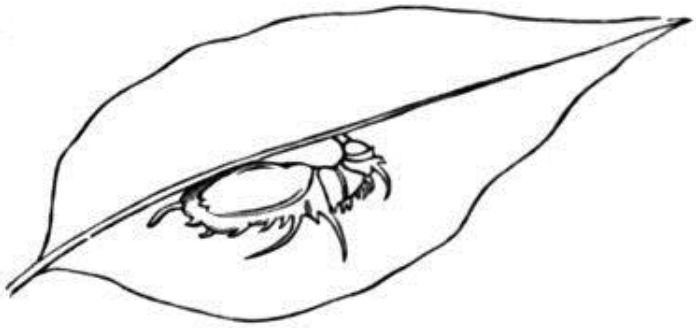


Fig. 1.

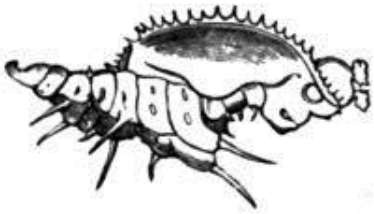


Fig. 2.



Fig. 3



Fig. 4.

Инжир. 1–4. Куколки *Acræa Thalia*; *Heliconius Eucrate*; *Eueides Isabella* и *Colænis Dido*; в натуральную величину.

“Взгляд на приведенные выше рисунки куколок *Heliconius Eucrate* (рис. 2), *Eueides Isabella* (рис. 3) и *Colænis Dido* (рис. 4) покажет, насколько велики различия между этими куколками по сравнению с близким родством по форме всех бабочек Маракуйи и с не менее близким сходством их личинок. Семейство, состоящее из трех таких непохожих куколок, также могло бы включать семейство *Acræa Thalia* (рис. 1).

“Куколка этого последнего вида не имеет ничего особенного в своем общем облике, но обладает обычной формой куколки; она довольно округлая, без каких-либо больших возвышений или впадин; на голове над каждой глазной крышкой расположен небольшой заостренный выступ, и аналогичный отросток выступает из корней крыльев. Его отличительными признаками являются пять пар шипов на задней стороне брюшных сегментов. Эти шипы встречаются также у *Acræa Alalia*, но, по-видимому, отсутствуют у других видов,

например у индийского *A. Violae*. Прошлым летом среди нескольких партий личинок *Thalia* - каждая партия была потомством от одной партии яиц — я обнаружил определенных особей, которые отличались от других гораздо более короткими шипами, и они превратились в куколок, у которых пять пар шипов были пропорционально короче обычных, таким образом, являясь исключением из правила, согласно которому изменения на одной стадии развития не влияют на другие стадии. Кстати, я могу заметить, что этот закон, сформулированный Вейсманом, может быть применен к воображаемым существам и куколкам только с определенными ограничениями. Кожа куколки образует оболочку для глаз, усиков, туловища, ног и крыльев имаго, и если у последнего эти части претерпевают какие-либо значительные изменения, соответствующие изменения должны появиться и у куколки. Это демонстрируют, например, многие "Шкиперы" (*Гесперииды*), у которых необычайно длинное туловище требует ножен соответствующей длины. Цвет куколки *Acræa Thalia* беловатый, жилки крыльев с некоторыми другими отметинами и шипы черные; металлические пятна отсутствуют.

“У куколки *Heliconius Eucrate* сжатая с боков область крыльев приподнята в виде большого выступа, влагалища антенн, расположенные по краям крыльев, зазубрены и усеяны короткими заостренными шипами; вместо мельчайших выступов у *Acræa Thalia*голова имеет два больших горбатых отростка; тело приподнято с каждой стороны в виде лиственной каймы с пятью шипами разной длины, причем передняя пара, направленная к голове, является самой длинной. Куколка коричневая и украшена четырьмя парами блестящих металлических пятен, одна пара находится сразу за усиками, и тремя парами, почти сливающимися, на спине перед самой длинной парой шипов. Короткий корешок выступает из середины каждого из последних несколько изогнутых металлических пятен.

У куколки *Colænis Dido* (которая напоминает куколку *Colænis Julia*, и к ней можно добавить куколки *Дионы Ваниль* и *Юноны*) шипы отсутствуют, область крыльев умеренно изогнута, а усики отмечены лишь небольшими возвышениями; вместо листовидной каймы на каждой стороне спины по пять узловатых или горбатых отростков. Металлические пятна по количеству и расположению аналогичны таковым у*Heliconius Eucrate*; у тех, что на спине, посередине вместо корешка находится бородавчатый отросток.

“Куколки *Heliconius* и *Colænis* при быстром перемещении своих задних сегментов, как они делают всякий раз, когда их потревожат, издают очень ощутимый шипящий звук из-за трения этих сегментов, этот звук, который особенно заметен в случае с *Heliconius Eucrate*, возможно, служит для устрашения мелких врагов. (Куколки *Epicalia Numilia*издают таким образом настолько громкий звук, что мои дети назвали их "*Schreipuppen*".)

Таким образом, куколки *Heliconius* и *Colænis* отличаются друг от друга в гораздо большей степени, чем воображаемые или личинки, и то же самое справедливо для *Eueides* в гораздо большей степени по сравнению с их вышеупомянутыми союзниками. Личинки *Eueides* не имеют отличительных признаков, и даже общий ранг imagines сомнителен; с другой стороны, как куколки, они далеки (даже по способу подвешивания) не только от остальной группы маракуйя, но и от всей большой группы нимфалидных (*Danainae*, *Satyrinae*, *Elymniinae*, *Brassolinae*, *Morphinae*, *Acræinae* и *нимфалины*), но почти от всех других бабочек. Личинка окукливается на нижней стороне листа; куколка держится за хвост, но не свисает вниз, как куколки других*нимфалид*, — ее последние сегменты настолько изогнуты, что грудка куколки соприкасается с нижней стороной листа. Я не знаком ни с одной другой куколкой из тех, что не

подвешены на поясе и принимают такое положение. Нечто подобное происходит, однако, в куколке*сталахтида*, которая не имеет пояса и, по словам Бейтса, "удерживается в наклонном положении за счет крепления хвоста". По этой особенности Бейтс отличает *сталахтину* от *Либифеи* с куколками, "свободно подвешенными за хвост".

Помимо этого своеобразного положения тела, куколка *Eueides Isabella* отличается короткими крючковатыми и длинными узкими саблевидными парами отростков на спине и голове. Его окраска беловатая, желтоватая или грязновато-желтовато-серая; у последней разновидности и четыре длинных спинных отростка, и окружающие их части, а также кончики других отростков остаются белыми или желтоватыми. Куколка *Eueides Aliphera* очень похожа, только все отростки несколько короче, четыре самых длинных (спинной) и некоторые другие отметины черные.

“Теперь, если, как Вейсман пытался показать для личинок и воображает, расхождение форм всегда ‘точно соответствует расхождению в образе жизни", возникает вопрос о том, какое различие в условиях жизни привело к такому значительному расхождению форм между куколками таких близкородственных видов, как бабочки Маракуя. У куколок, которые не едят и не пьют и которым не нужно ни ухаживать, ни заботиться о потомстве, нас может волновать только защита от врагов, которые Но у куколок почти родственных видов, личинки которых питаются родственными растениями в одних и тех же районах в одно и то же время года, могут ли враги быть настолько разными, чтобы вызывать столь значительное расхождение в форме? Можно было бы с некоторой уверенностью ответить на этот вопрос отрицательно и утверждать, что в данном случае различие у куколок не является результатом "расхождения в образе жизни" или различия во внешних условиях, а является случайным, *m.e.* Следствием некоторой удачной вариации, вызванной какой-либо внешней причиной, которая обеспечивала защиту от общих врагов — одному виду одним способом, а другому виду каким-то другим способом; однажды начатый путь был подстегнут естественным отбором, пока, наконец, не было достигнуто показанное сейчас широкое расхождение. Я должен признаться, что затрудняюсь ответить на вопрос о том, каким образом в случае какого-либо из видов особенность в цвете или форме действительно может служить защитой. Только в случае с куколкой *Eueides Isabella* я рискну высказать предположение. Что он не зеленый, как и другие pupæ, которые приостанавливают себя среди листвы (*Siderone*, *Epicalia, квакши*и т. д.), но более или менее ярко контрастирует с темно-зелеными листьями, исключает саму идею сокрытия; с другой стороны, ее цвет слишком скучным, чтобы служить символом неприятно слышать. В любом случае значение чудесных процессов, происходящих у куколки, осталось бы необъясненным.

Таким образом, мы вынуждены искать другую возможность в мимикрии, с помощью которой враги были бы введены в заблуждение обманчивым сходством. Но чему подражают? Мертвые насекомые, обросшие грибами, часто встречаются на листьях, беловатые или желтоватые грибы растут из их тел в различных фантастических формах. Такие насекомые, конечно, больше не служат соблазнительными лакомствами. Отростки куколки*Eueides* наводят на мысль о таких грибовидных наростах, хотя я, конечно, не могу утверждать, что нашим глазам при дневном свете сходство кажется очень поразительным. Но куколки висят в тени листьев, и менее совершенная имитация может обмануть врагов, которые не столь зорки; более того, защитное сходство должно начинаться с несовершенной степени имитации ”.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЧЕК.

Табличка III.

На рис. 1-12 представлены личинки *Macroglossa Stellatarum*, выведенные из одной партии яиц. Большинство рисунков увеличены, но иногда лишь в очень небольшой степени; линии показывают естественную длину.

Рис. 1. Стадия I.; гусеница сразу после вылупления. Естественная длина 0,2 сантиметра.

Рис. 2. Стадия II; вскоре после первой линьки. Естественная длина 0,7 сантиметра.

Рис. 3-12. Стадия V; основные цветовые разновидности.

Рис. 3. Единственный экземпляр сиреневого цвета во всем выводке. Натуральная длина 3,8 сантиметра.

Рис. 4. Светло-зеленая форма (редкая) с субдорсальным затенением снизу.

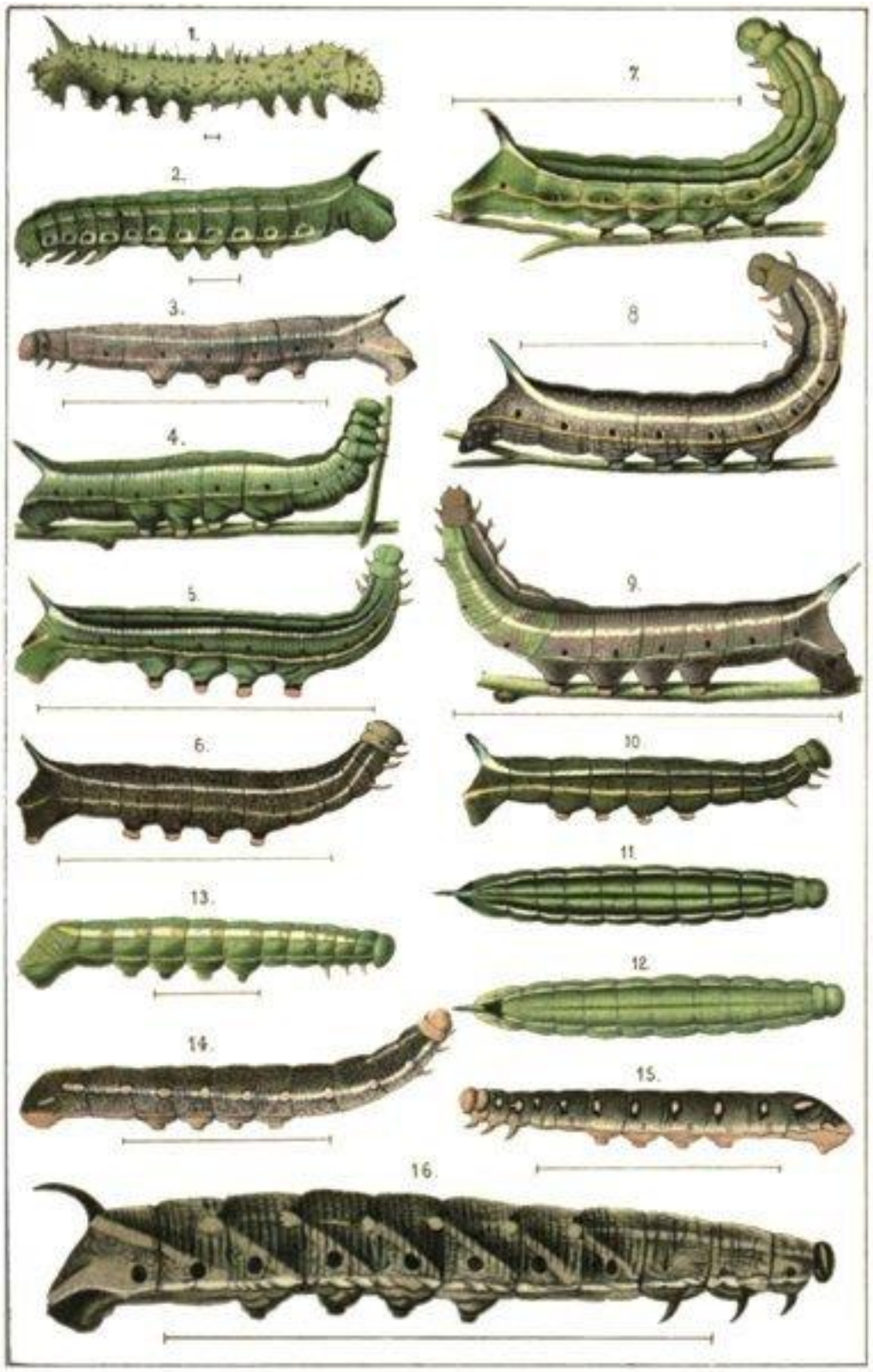
Рис. 5. Зеленая форма (редкая) с ярко выраженными темными отметинами (спинные и поддорсальные линии). Натуральная длина, 4,9 сантиметра

Рис. 6. Темно-коричневая форма (обычная). Натуральная длина 4 сантиметра. На этом рисунке мелкая шагреневость кожи обозначена белыми точками; на других рисунках они частично или полностью опущены и представлены только на фиг. 8 и 10.

Рис. 7. Светло-зеленая форма (обычная). Натуральная длина 4 сантиметра.

Рис. 8. Светло-коричневая форма (обычная). Натуральная длина 3,5 сантиметра.

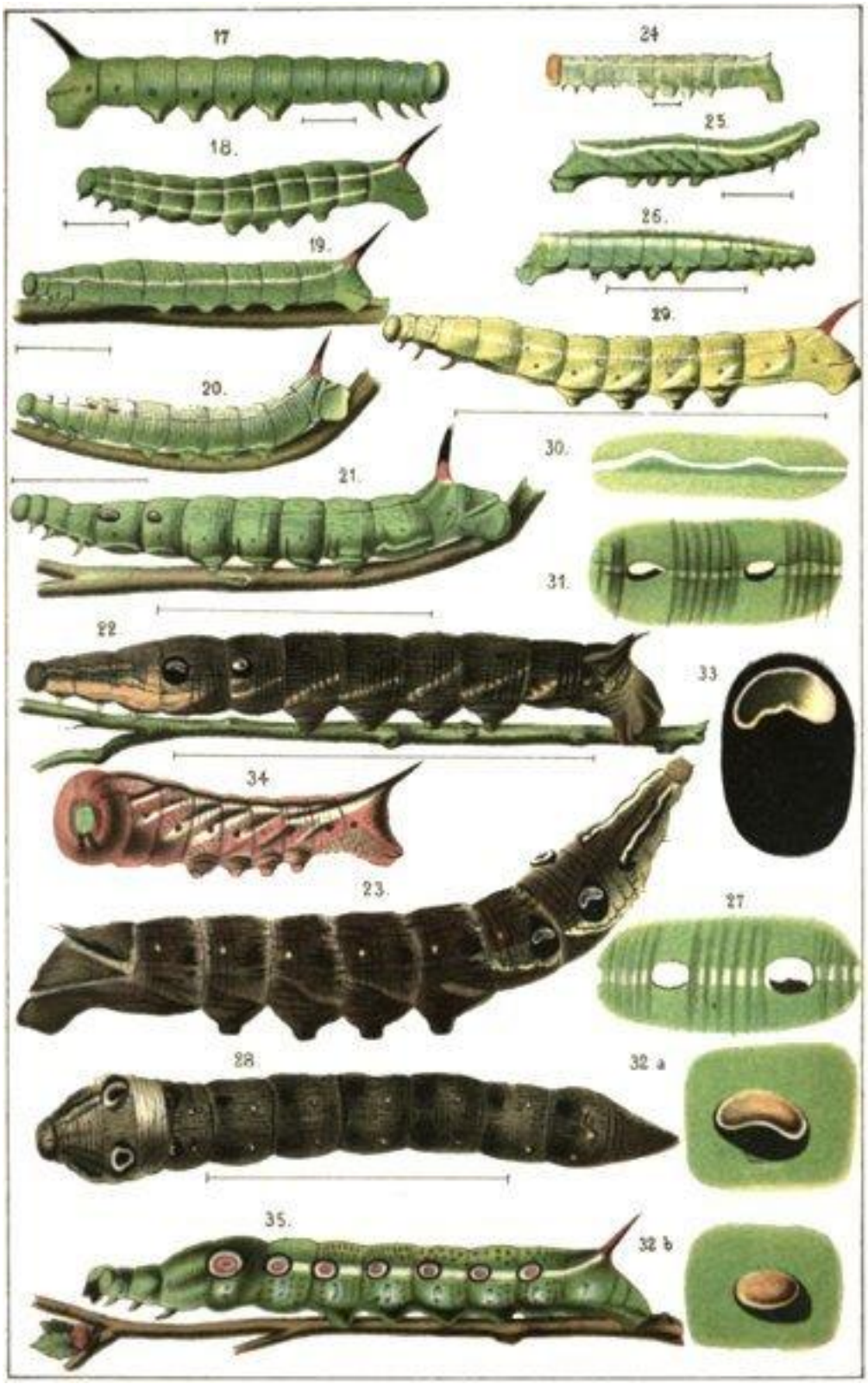
Табличка III.



Август. Пинкс Вайсмана.

Lith. J. A. Hofmann, Würzburg.

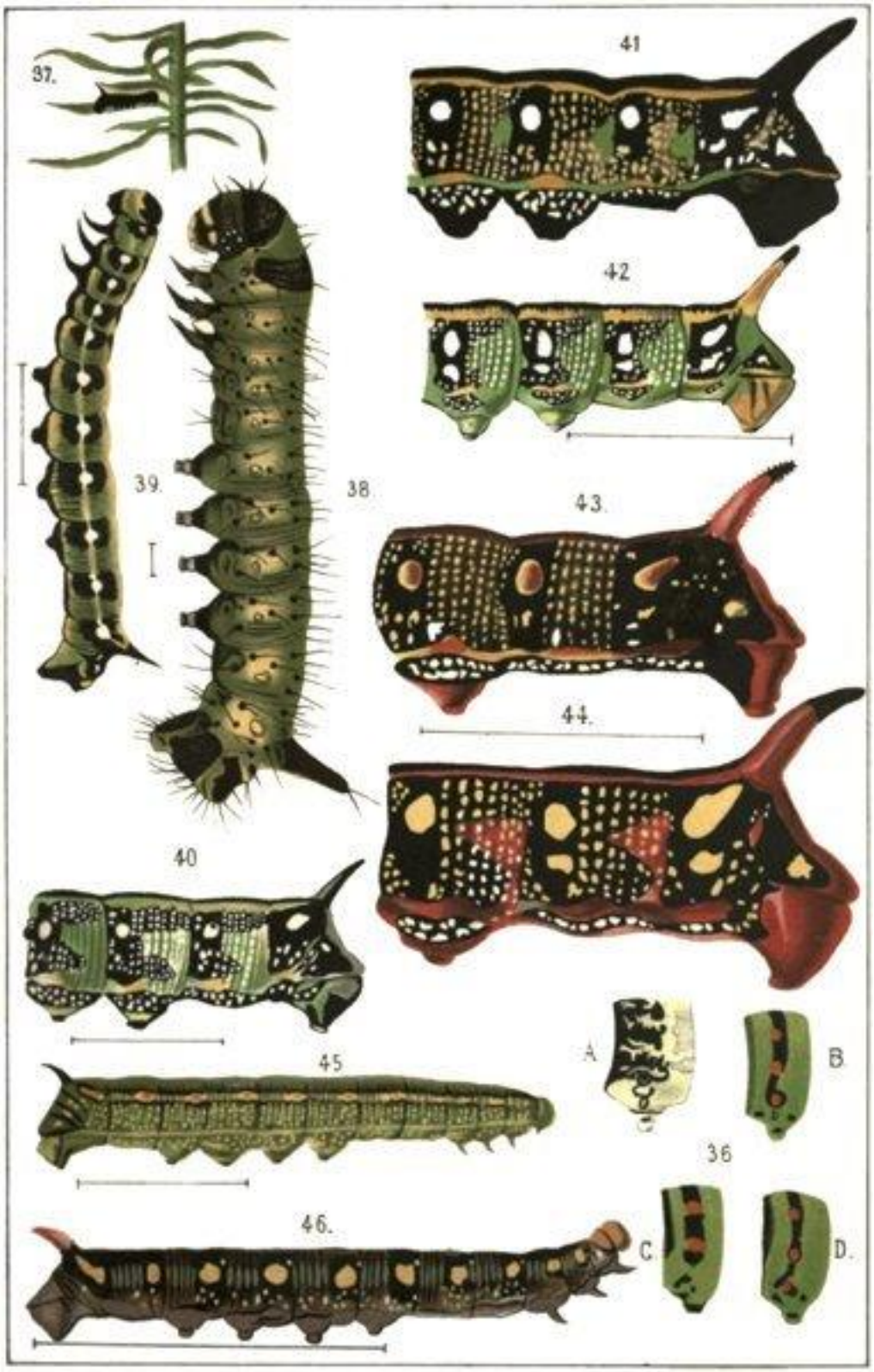
Фото IV.



Август. Пинкс Вайсмана.

Lith. J. A. Hofmann, Würzburg.

Табличка V.



Август. Пинкс Вайсмана.

Lith. J. A. Hofmann, Würzburg.

Табличка VI.



Август. Пинкс Вайсмана.

Lith. J. A. Hofmann, Würzburg.

Рис. 9. Пестроцветный экземпляр, единственный из всего выводка. Натуральная длина 5,5 сантиметров.

Рис. 10. Серо-коричневая форма (редкая).

Рис. 11. Одна из форм, промежуточных между темно-коричневой и зеленой разновидностями, спинной аспект.

Рис. 12. Светло-зеленая форма с очень слабой линией спины (на рисунке показана слишком сильно), вид сзади.

Инжир. 13–15. *Дейлефила Вечерняя*.

Рис. 13. Стадия III.(?); на нижней части спины желтые пятна. Естественная длина 1,5 сантиметра.

Рис. 14. Стадия IV; субдорсальная часть, прерываемая на всем протяжении сплошными кольцевыми пятнами, белые “зеркала” которых окаймлены черным и содержат в своих центрах красноватое ядро. Натуральная длина, 3 сантиметра

Рис. 15. Стадия V.; вскоре после четвертой линьки. Линия спины полностью исчезла; кольцевые пятна несколько неправильной формы с широкими черными краями; естественная длина 3,5 сантиметра.

Рис. 16. *Извилистый*сфинкс, стадия V., коричневая форма. Подкорковая линия сохранена на сегментах 1-3, на других сегментах присутствует лишь в небольших остатках; в местах, где (воображаемая) подкорковая линия пересекает косые полосы, имеются большие яркие пятна; естественная длина 7,8 сантиметра.

Фото IV.

Инжир. 17–22. Развитие отметин у*Chærocampa Elpenor*.

Рис. 17. Стадия I.; личинка через сутки после вылупления. Естественная длина 7,5 мм.

Рис. 18. Стадия II. Личинка после первой линьки. Длина 9 мм.

Рис. 19. Стадия II.; непосредственно перед второй линькой (сюда относится рис. 30). Длина 13 мм.

Рис. 20. Стадия III.; после второй линьки. Длина 20 мм.

Рис. 21. Стадия IV.; после третьей линьки (здесь показаны рис. 32 и 33). Длина 4 сантиметра.

Рис. 22. Стадия V.; после четвертой линьки. Слабый признак глазного пятна можно увидеть на третьем сегменте, помимо тех, что на четвертом и пятом. Глазки отсутствуют на 6-10 сегментах.

Рис. 23. Стадия VI.; после пятой линьки. Подкорковая линия слабо присутствует на сегментах 6-10 и очень отчетливо на сегментах 11 и 1-3. Глазки повторяются в виде неправильных черных пятен выше и ниже поддорсальной линии на сегментах 6-11; небольшое светлое пятно у задней границы сегментов 5-10 (дорсальные пятна) и выше поддорсальной линии. Взрослая личинка.

Инжир. 24–28. Разработка маркировок*Chærocampa Porcelus*.

Рис. 24. Стадия I.; сразу после выхода из яйца. Длина 3,5 мм.

Рис. 25. Стадия II.; после первой линьки. Длина 10 мм.

Рис. 26. Стадия III.; после второй линьки. Длина 2,6 сантиметра.

Рис. 27. Глазные пятна на этой последней стадии; подглазничные сильно поблекли, особенно на сегменте 4. Положение такое же, как на последнем рисунке.; увеличено.

Рис. 28. Стадия IV.; после третьей линьки; точно соответствует стадии VI у *C. Elpenor*. Вид сзади, передние сегменты частично втянуты (поза тревоги). Глазки на 5-м сегменте менее развиты, чем у *эльпенора*; повторения глазков в виде рассеянных черных пятен на всех следующих сегментах до 11-го; по два светлых пятна на каждом сегменте с 5-го по 11-й, точно как у *Эльпенора*; подкорковая линия видна только на 1-3-м сегментах. Длина, 4,3 сантиметра

Рис. 29. *Херокампа сирийская*. Из выдувного образца из коллекции Ледерера, ныне находящегося во владении доктора Штаудингера. Длина, 5,3 сантиметра.

Рис. 30. Первые зачатки глазных пятен у *Chærocampa Elpenor*, стадия II. (также соответствует положению на рис. 19, голова гусеницы слева). Подкорковая линия слегка изогнута на сегментах 4 и 5.

Рис. 31. Глазные пятна на стадии III. личинка Рис. 20 развита несколько дальше (личинка непосредственно перед третьей линькой). Положение, как показано на рис. 20.

Рис. 32. Пятна под глазами на стадии IV. соответствует рис. 21, где A - точка зрения четвертого сегмента, а B - точка зрения пятого сегмента.

Рис. 33. Глазное пятно на стадии V. личинки *C. Elpenor*; четвертый сегмент.

Рис. 30-33 - рисунки, сделанные от руки с увеличенных образцов.

Рис. 34. *Darapsa Chærilus* из Северной Америки. Взрослая личинка с втянутыми передними сегментами. Скопировано у Эббота и Смита.

Рис. 35. *Херокампа Терская*, из Северной Америки. Взрослая личинка скопирована у Эббота и Смита.

Табличка V.

Рис. 36. Шестой сегмент взрослой *Папилиозной* личинки; A, *P. Hospiton*, Корсика; B, *P. Alexanor*, Южная Франция; C, *P. Machaon*, Германия; D, *P. Zolicaon*, Калифорния.

Рис. 37-44. Развитие маркировок у *молочая Deilephila*.

Рис. 37. Стадия I.; молодая гусеница вскоре после появления всходов. Естественная длина 5 мм.

Рис. 38. Аналогично последнему, увеличено сильнее. Натуральная длина, 4 миллиметра.

Рис. 39. Стадия II. Личинка сразу после первой линьки. Ряд пятен, отчетливо соединенных светлой полосой (остаток подпороговой линии). Натуральная длина, 17 мм.

Рис. 40. Стадия III; после второй линьки; увеличенный рисунок последних пяти сегментов. Только один ряд больших белых пятен на черном фоне (кольцевые пятна); подчелюстные полностью исчезли; ранее отсутствовавшие шагреневые точки теперь появляются вертикальными рядами, прерываемыми только кольцевыми пятнами. Под последней расположены несколько увеличенных шагреневых точек, которые впоследствии становятся вторыми кольцевыми пятнами. Естественная длина всей гусеницы 21 миллиметр.

Рис. 41. Стадия IV; та же личинка после третьей линьки. Преобразование основного цвета из зеленого в черный вследствие распространения черных пятен, исходящих от кольцевых пятен на рис. 40, таким образом, что между ними остается только узкий зеленый треугольник. Шагреневые точки под кольцевыми пятнами увеличились в размере, но еще не срослись.

Рис. 42. Стадия III; личинка того же возраста, что и на рис. 40, но с *двумя рядами* кольцевых пятен. Естественная длина всей гусеницы, 32 мм.

Рис. 43. Стадия V.; личинка из Кайзерштуля. Разновидность только с одним рядом кольцевых пятен и с красными ядрами в зеркальных пятнах. Натуральная длина, 5 сантиметров

Рис. 44. Стадия V.; личинка из Кайзерштуля (как и три предыдущих). Зеленые треугольники на задних краях сегментов на рис. 42 стали красными. Натуральная длина - 7,5 сантиметров.

Рис. 45. *Deilephila Galii*; Стадия IV. Субдорсальная часть с открытыми кольцевидными пятнами. Натуральная длина, 3,4 сантиметра

Рис. 46. *D. Galii*; взрослая личинка; Стадия V. Коричневая разновидность со слабой шагреневостью; подгрудная часть полностью исчезла. Натуральная длина, 6 сантиметров

Табличка VI.

Рис. 47. Тот же вид на той же стадии развития. Черная разновидность с сильной шагренью; похожа на *Deil. Молочай*.

Рис. 48. Аналогично последнему. Желтый цвет. без каких-либо следов позеленения.

Рис. 49. *Deilephila Vespertilio*. Три стадии в жизни вида, представляющие три филетических этапа рода. A, жизненная стадия III.= филетическая стадия 3 (субдорсаль с открытыми кольцевыми пятнами); B, жизненная стадия IV.=филетическая стадия 4 (субдорсаль с закрытыми кольцевыми пятнами); C, жизненная стадия V.=филетическая стадия 5 (субдорсаль исчезла, только *один* ряд кольцевых пятен).

Рис. 50. *Deilephila Zygophylli*, из Южной России; стадия V. Из выдувного экземпляра в коллекции Штаудингера. У этого экземпляра кольцевые пятна трудно различимы из-за чрезвычайно темного основного цвета; тем не менее они присутствуют и, вероятно, были бы более отчетливы у живого насекомого. A, открытое кольцевое пятно от другого экземпляра этого вида из той же коллекции.

Рис. 51. *Дейлефила Никейская*, из Южной Франции; Стадия V. Скопировано у Дюпончеля.

Рис. 52. *Извилины сфинкса*; Стадия V., сегменты 10-8. Коричневая разновидность, с отчетливыми белыми пятнами в местах пересечения исчезнувшей подчелюстной части с косыми полосами.

Рис. 53. *Anceyrx Pinastri*; А и Б - личинки сразу после вылупления. Натуральная длина, 6 мм.

Рис. 54. Тот же вид; стадия II. Развиты субдорсальная, над- и инфраспиракулярная линии. Натуральная длина, 15 мм.

Рис. 55. *Смеринтус народный*; Стадия I. Сразу после вылупления; без каких-либо отметин. Длина, мм, 6

Рис. 56. Тот же вид в конце первой стадии; боковой вид. Длина 1,3 сантиметра.

Рис. 57. Тот же вид; Стадия II. Подчелюстная часть нечеткая; первая и последняя косые полосы более выражены, чем остальные. Длина 1,4 сантиметра

Рис. 58. *Deilephila Hippophaës*; Стадия III. Субдорсальный с открытым кольцевым пятном на 11-м сегменте. А, сегмент 11 несколько увеличен. Длина 3 сантиметра.

Фото VII.

Рис. 59. *Deilephila Hippophaës*; Стадия V. Вторичные кольцевые пятна на шести сегментах (10-5).

Рис. 60. Тот же вид; стадия V. Одна или две красные шагреневые точки на сегментах 10-4 в положении кольцевых пятен рис. 59. Длина, 6,5 сантиметров.

Рис. 61. Тот же вид; стадия V. Сегменты 9-6 другого экземпляра, более сильно увеличенные. Кольцевое пятно на сегментах 9 и 8, показывающее его происхождение от двух шагреневых точек; две красные шагреневые точки на сегменте 7, на сегменте 6 только одна.

Рис. 62. *Дейлефила ливорничная* (Европа) на последней стадии. Зеленая форма. Скопировано с Boisduval.

Рис. 63. *Другой*Птерогон; Стадия IV. Длина, 3,7 сантиметра

Рис. 64. Тот же вид на той же стадии развития; вид последнего сегмента со спины.

Рис. 65. Тот же сегмент на стадии V. Глазное пятно полностью развито.

Рис. 66. *Saturnia Carpini*, личинка из Фрайбурга; стадия III. Натуральная длина, 15 мм.

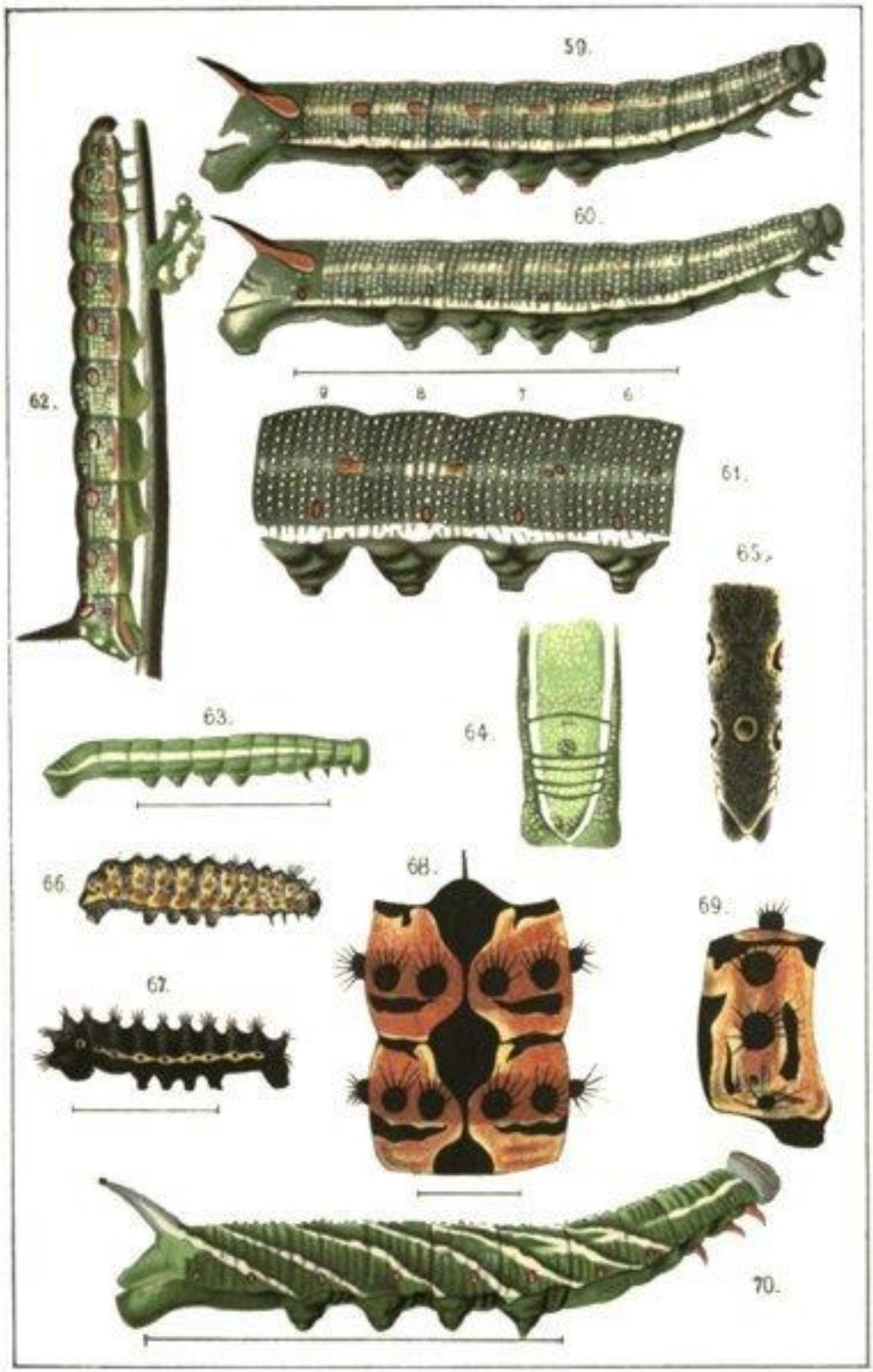
Рис. 67. Тот же вид; личинка из Генуи; стадия IV. Длина 20 мм.

Рис. 68. Тот же вид; личинка из Фрайбурга; стадия III. Сегменты 8 и 9 в спинном аспекте. Длина, 15 мм.

Рис. 69. Та же гусеница; вид сбоку сегмента 8.

Рис. 70. *Смеринтус глазчатый*; взрослая личинка с отчетливой подкорковой частью на шести передних сегментах. Шагреневое покрытие показано только по контуру, в других местах опущено. Длина 7 сантиметров.

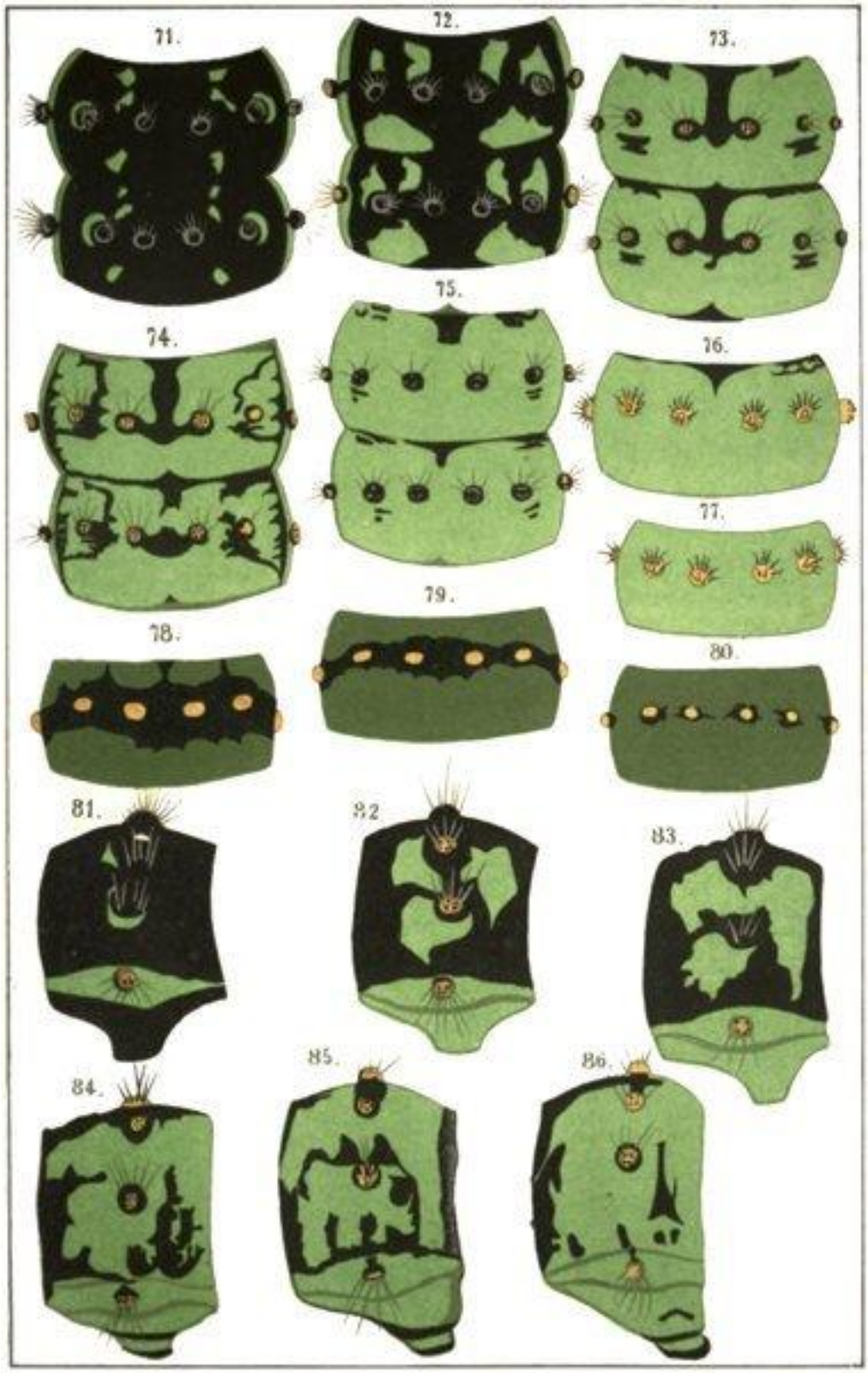
Фото VII.



Август. Пинкс Вайсмана.

Lith. J. A. Hofmann, Würzburg.

Фото VIII.



Август. Пинкс Вайсмана.

Lith. J. A. Hofmann, Würzburg.

Фото VIII.

Инжир. 71-75 представляют сегменты 8 и 9 личинки *Saturnia Carpini* (немецкой формы) в спинном аспекте, все на четвертой стадии. Предполагается, что голова гусеницы находится выше, так что верхний сегмент является восьмым.

Рис. 71. *Сатурния Карпини.* Самая темная разновидность.

Рис. 72. Более легкая разновидность.

Рис. 73. Еще более легкая разновидность.

Рис. 74. Одна из самых светлых разновидностей; черный цвет распространяется дальше на сегменты 9 и 10, чем на 8-й.

Рис. 75. Самый легкий сорт.

Рис. 76-80 представлены только в меньшем масштабе, чем остальные рис. в целях экономии места, если бы они были увеличены до того же масштаба, они были бы больше, чем другие рисунки.

Рис. 76. *Сатурния Карпини* (лигурийская форма); Сегмент 8; Стадия V.

Рис. 77. Та же форма; тот же сегмент на этапе VI.

Рис. 78, 79 и 80. *Saturnia Carpini* (немецкая форма); спинная сторона 8-го сегмента на стадии V. (последний представитель этой формы).

Рис. 78. Самый темный сорт.

Рис. 79. Более легкая разновидность.

Рис. 80. Самый легкий сорт.

Рис. 81-86. *Saturnia Carpini* (немецкая форма); Стадия IV. Вид сбоку на 8-й сегмент шести различных разновидностей. На рис. 81 показаны только два маленьких зеленых пятна у оснований верхних бородавок, помимо зеленых дыхательных полосок. На рис. 82 показаны увеличенные на треть пятна позади бородавок; выступающие ножки также стали зелеными.

Рис. 83. Два из трех зеленых пятен, которые стали еще более увеличенными, сливаются.

Рис. 84. Все три пятна сливаются; но здесь, как и на

На рис. 85 в качестве граничных знаков оставлены различные остатки исходного черного цвета.

Рис. 86. Самый легкий сорт.

КОНЕЦ ЧАСТИ II.

ИССЛЕДОВАНИЯ По ТЕОРИИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ.

Часть III.
О КОНЕЧНЫХ ПРИЧИНАХ ТРАНСФОРМАЦИИ.

III.
ПРЕВРАЩЕНИЕ МЕКСИКАНСКОГО АКСОЛОТЛЯ В АМБЛИСТОМУ.

Введение.

С тех пор, как Дюмериль сообщил о трансформации ряда аксолотлей в так называемую форму амблистомы, эту мексиканскую амфибию разводили во многих европейских аквариумах, главным образом с целью установить условия, при которых произошла эта трансформация, чтобы иметь возможность сделать дальнейшие выводы относительно истинных причин этой исключительной и загадочной метаморфозы.

Хотя амфибии размножались свободно, случаи, когда происходила трансформация, оставались чрезвычайно редкими, и ни разу не было возможности ответить на главный вопрос, а именно. определялась ли эта метаморфоза внешними условиями или чисто внутренними причинами, не говоря уже о возможности того, что, возможно, были обнаружены определенные внешние воздействия, посредством которых метаморфоза могла быть вызвана с уверенностью. Но пока эти вопросы остаются нерешенными, все попытки теоретического истолкования явления должны быть лишены прочной основы.

С самого начала мне казалось, что история этой трансформации аксолотля имеет особую теоретическую ценность; более того, я полагал, что она, возможно, предоставит особый случай для определения истинности тех основополагающих принципов, согласно которым происхождение этого вида представлено двумя конфликтующими школами как случай трансформации или как случай гетерогенеза. Поэтому я решил сам провести несколько экспериментов с аксолотлем в надежде, что мне повезет и я смогу пролить некоторый свет на этот предмет.

В 1872 году профессор В. Келликер был так любезен, что оставил мне пять экземпляров своих аксолотлей, выведенных в Вюрцбурге, и в следующем году они дали многочисленное потомство. С их помощью я осуществил идею, теоретический смысл которой будет показан впоследствии, о том, нельзя ли заставить всех личинок или, по крайней мере, подавляющее большинство, претерпеть трансформацию, подвергнув их условиям жизни, которые затрудняют использование жабр, а легких - облегчают; другими словами, вынудив их на определенной стадии жизни частично жить на суше.

В течение того года я действительно не получил никаких результатов, большая часть личинок погибла до того, как пришло время для такого эксперимента, а немногие выжившие не подверглись трансформации, но дожили до следующей весны, а затем также умерли одна за другой. Из-за долгого отсутствия во Фрейбурге, вызванного другими делами, я, очевидно, оставил их без достаточной заботы и внимания. Таким образом, я пришел к убеждению, которое впоследствии подтвердилось более полно, что никаких результатов нельзя получить без величайшей осторожности и внимания при выращивании, на этом единственном объекте должен быть сосредоточен весь интерес человека, и не следует считать утомительным ежедневное в течение многих месяцев посвящение большого количества времени этому эксперименту. Посколькубыло очевидно, что я не могу позволить себе потратить это время, не прибегнув к другой помощи, я с удовольствием воспользовался возможностью понаблюдать за экспериментом, проведенным другими руками.

Дама, живущая здесь (Фрайбург), Фрейлейн В. Шовен, взялся вырастить некоторое количество моих личинок следующего года, которые только что вылупились, и в соответствии с моей идеей провести эксперимент по насильственному принуждению их принять форму амблистомы. Насколько полно это было достигнуто, будет видно из следующих заметок самой леди, и не менее очевидно, что эти результаты были получены только благодаря той тщательности в обращении и деликатности наблюдений, которые она уделяла экспериментам.

ЭКСПЕРИМЕНТЫ.

Я начал эксперименты 12 июня 1874 года с пятью личинками примерно восьмидневного возраста, единственными выжившими из двенадцати. Из-за необычайной деликатности этих созданий качество и температура воды, а также характер и количество их пищи оказывают наибольшее влияние, особенно в раннем возрасте, и нельзя быть слишком осторожным в обращении с ними.

“Образцы хранились в стеклянном шаре диаметром около тридцати сантиметров, температура воды регулировалась; в качестве пищи сначала в больших количествах вводились дафниды, а затем и более крупные водные животные. Благодаря этому все пять личинок прекрасно развивались. В конце июня у наиболее энергичных особей появились зачатки передних ног, а 9 июля стали видны и задние. В конце ноября я заметил, что один аксолотль постоянно оставался на поверхности воды, и это навело меня на мысль, что теперь наступил подходящий период для осуществления трансформации в амблистому. Для краткости я обозначу это как № I., а последующие образцы соответствующими римскими цифрами.

Чтобы вызвать эту метаморфозу, 1 декабря 1874 года № I. был помещен в стеклянный сосуд большого размера, содержащий землю, расположенную таким образом, что, когда сосуд наполнялся водой, только одна часть поверхности земли была полностью покрыта жидкостью, и существо в ходе своих частых перемещений, таким образом, более или менее подвергалось воздействию воздуха. В последующие дни количество воды постепенно уменьшалось, и в течение этого периода в Амфибии проявились первые изменения — *жабры начали сморщиваться*, и в то же время существо проявило тенденцию искать самые мелкие места. 4 декабря он полностью выбрался на сушу и спрятался среди влажного мха, который я поместил в стеклянный сосуд на куче песка на самом высоком участке земли. В этот период произошел первый экдизис. В течение четырех дней с 1 по 4 декабря во внешнем облике № I. произошли разительные изменения: жаберные хохолки почти полностью сморщились, спинной гребень

полностью исчез, а хвост, который до сих пор был широким, стал округлым и имел форму, аналогичную форме сухопутной саламандры. Серо-коричневый цвет тела постепенно менялся на черноватый; появлялись отдельные пятна, поначалу тускло-белого цвета, которые со временем становились все ярче.

“Когда аксолотль вышел из воды 4 декабря, жаберные щели все еще были открыты, но постепенно они закрылись, и примерно через восемь дней обросли кожей, и их больше не было видно.

“Из остальных личинок три появились в конце ноября (*m.e.* в то же время, когда № I. вышел на поверхность воды), чтобы не отставать в развитии от № I., что указывает на то, что и для них наступил подходящий период для ускорения процессов развития. Поэтому они были подвергнуты той же обработке, что и № I. № II. трансформировался в то же время и точно таким же образом, что и последний; его жаберные пучки были целыми, когда его впервые поместили на мелководье, но через четыре дня они почти полностью исчезли; примерно через десять дней после того, как он выбрался на сушу, произошло чрезмерное разрастание кожи на жаберных щелях и полное принятие формы саламандры. В течение этого последнего периода существо принимало пищу, но только тогда, когда его к этому принуждали.

“В № III. и IV. разработка продвигалась медленнее. Ни один из них не так часто выбирался на мелководье и, как правило, не оставался так долго на открытом воздухе, так что прошла большая часть января, прежде чем они полностью выбрались на сушу. Тем не менее, высушивание жаберных пучков не заняло больше времени, чем в № I. и II. поскольку первый экдизис произошел, как только они вышли на сушу.

“Нет. B. показал еще более ярким отклонения в его трансформацию, чем нос. Раздел III. и IV., но поскольку этот экземпляр с самого начала казался намного слабее других и в значительной степени задерживался в росте, это ни в коем случае не удивительно. Потребовалось четырнадцать дней вместо четырех, прежде чем трансформация продвинулась достаточно далеко, чтобы позволить ему покинуть воду. Было особенно интересно наблюдать за поведением этого экземпляра в этот период. Его слабое и хрупкое телосложение, очевидно, делало его гораздо более восприимчивым ко всем внешним воздействиям, чем остальные. При слишком длительном воздействии воздуха она приобретала светлый цвет, а при раздражении или тревоге издавала специфический запах, похожий на запах саламандры. Как только наблюдались эти явления, его сразу же помещали в более глубокую воду, в которую он немедленно погружался и постепенно приходил в себя, при этом жабры всегда снова расширялись. Один и тот же эксперимент повторялся несколько раз и всегда приводил к одному и тому же результату, из чего мы можем рискнуть заключить, что при слишком энергичном ускорении трансформации процесс может застопориться и даже при продолжительном принуждении может закончиться смертью.

“В отношении аксолотля № V. все же остается упомянуть, что этот экземпляр, в отличие от всех других, вынырнул из воды не при первом экдизисе, а во время четвертого.

“Все аксолотли сейчас (июль 1875 г.) живы, здоровы и энергичны, так что в отношении состояния их питания ничто не препятствует их размножению. Из первых четырех самый крупный - пятнадцать сантиметров. в длину; Аксолотль № V. измеряет двенадцать сантиметров.

“Предыдущие утверждения, по-видимому, демонстрируют правильность взглядов, выдвинутых во Введении: —Личинки аксолотлей обычно, но не всегда, завершают свои метаморфозы, если, во-первых, они выходят здоровыми из яйца и получают надлежащее питание; и если, во-вторых, они подвергаются необходимой обработке для перехода от водного дыхания к воздушному. Очевидно, что это лечение должно применяться только очень постепенно и таким образом, чтобы не перенапрягать жизненную энергию Амфибии”.

* * * * *

К предыдущим замечаниям фрейлейн В. Шовен, я могу добавить, что во всех пяти случаях трансформация была полной, и ее не следует путать с той переменой, которая происходит более или менее у всех аксолотлей с течением времени, когда они заключены в маленькие стеклянные сосуды. В этом последнем случае часто наблюдаются изменения в направлении формы амблистомы без фактического достижения последней. У пяти взрослых аксолотлей, которыми я владел в течение короткого времени и из которых двоим было не менее четырех лет, жабры были сильно сморщены, но водный хвост и спинной гребень не изменились. Гребень, однако, также может исчезнуть, а хвост укорочиться, но эти изменения не являются следствием трансформации в амблистому, как будет показано далее.

Что касается продолжительности трансформации, то у аксолотлей № I.-IV. в общей сложности она составила двенадцать-четырнадцать дней. Из них четыре дня ушло на первые изменения, которые произошли, когда существо еще находилось в воде; оставшееся время до завершения метаморфозы прошло на суше. Дюмериль называет продолжительность метаморфозы шестнадцатью днями.

Следующие результаты только что описанных экспериментов кажутся мне особенно примечательными: —Пять личинок аксолотля, которые единственные могут быть приняты во внимание, остальные вскоре погибли, все претерпели метаморфозу и без исключения превратились в амблистомы. Только один из них, № I., постоянно плавая у поверхности, как было замечено в конце шести месяцев, продемонстрировал явную тенденцию к метаморфозе и переходу к воздушному дыханию. Следовательно, в отношении этого экземпляра можно с уверенностью предположить, что он попал на сушу и что метаморфоза произошла бы без искусственной помощи, точно так же, как это имело место в случае с тридцатью образцами, которые в общей сложности наблюдал Дюмериль.

С другой стороны, что касается пунктов II, III и IV, то такое предположение маловероятно. Эти три личинки старались держаться на большой глубине и как можно дольше избегали мелководных мест, которые вынудили бы их полностью перейти на легкое дыхание. Таким образом, метаморфоза произошла с этими людьми более чем через месяц.

Наконец, едва ли может быть какое-либо сомнение в том, что No. V. не трансформировался бы без принудительной адаптации к воздушной жизни.

Исходя из этих результатов, мы можем рискнуть заключить, что большинство личинок аксолотлей принимают форму амблистомы, когда в возрасте от шести до девяти месяцев их помещают на такое мелководье, что они вынуждены дышать в основном легкими. Представленные нам эксперименты, безусловно, в настоящее время очень немногочисленны,

но такой вывод нельзя назвать преждевременным, если учесть, что из нескольких сотен аксолотлей (точное число не приведено) Дюмериль получил только около тридцати амблистом, в то время как В. Келликер вывел только одну амблистому из ста аксолотлей.

Теперь остается только под вопросом, можно ли было заставить *каждую личинку* подвергнуться метаморфозе, но это могло быть решено только с помощью новых экспериментов. Первоначально я намеревался отложить публикацию экспериментов до фрейлейн В. Шовен повторил их в большем количестве, но поскольку мои аксолотли не размножались в этом году (1875), я должен отказаться от своей схемы, и это может быть сделано тем легче, что для теоретического рассмотрения фактов несущественно, могли ли *все* или только *почти все* аксолотли подвергнуться трансформации. Однако я не должен упускать из виду, что герр Гериг, хранитель нашего Зоологического музея, вывел значительное количество личинок из того же выводка, что и фройляйн В. Шовен провел эксперимент, и оказалось, что из этих личинок шесть прожили зиму *, не претерпевая метаморфозов*. Они всегда содержались на большой глубине и, таким образом, представляли собой эксперимент, обратный описанному выше; они также доказывают, что весь этот выводок ранее не имел склонности к метаморфозам.

Если мы хотим использовать эти новые факты для объяснения природы этого экстраординарного процесса трансформации в соответствии с нашей нынешней концепцией, то в первую очередь нам на помощь должны прийти уже известные данные.

Прежде всего необходимо установить, что *Siredon Mexicanus* никогда, насколько нам известно, не претерпевает метаморфоз в своей родной стране. Это земноводное известно там только в форме *Siredon*, утверждение, которое я позаимствовал у Де Соссюра,225 который сам наблюдал аксолотля в мексиканских озерах. Этот натуралист никогда не находил ни одной амблистомы в окрестностях озер, “тем не менее личинка (аксолотль) настолько распространена там, что ее привозят на рынок тысячами”. Де Соссюр считает, что в Мексике аксолотль не претерпевает трансформации.226 То же самое отчетливо делает Коуп,227 чьи экземпляры *Siredon Mexicanus*, выведенные в Америке, даже в неволе не проявляли “тенденции к метаморфозам”. С другой стороны, Тегетмайер заметил228, что один из пяти образцов, полученных из Мексиканского озера, подвергся метаморфозе, и это, соответственно, подтверждает второй факт, а именно. что настоящий аксолотль в неволе при определенных условиях превращается в амблистому.

Это последнее замечание было бы излишним, если бы, как долгое время считалось, парижские аксолотли, метаморфозы с которыми были впервые замечены и которые в то время произвели такую сенсацию, на самом деле были*Siredon Mexicanus*, *m.e. Siredon*, который единственный в своей родной стране носит название аксолотль. В своем первом сообщении Дюмериль сам придерживался такого мнения; затем он назвал животное “*Сиредон мексиканский вель Гумбольдтий*”,229 но впоследствии, в своей расширенной работе230 о трансформации аксолотля, наблюдаемой в Ботаническом саду, он отказался от этой точки зрения и после критического сравнения пяти описанных видов *сиредона*, он пришел к выводу, что вид, находящийся в распоряжении Парижского музея, вероятно, был *сиредоном*. *Лихеноидеи* (Baird). Следовательно, все трансформации аксолотлей, наблюдаемые в Европе, должны быть отнесены к этому виду, поскольку все они были — по крайней мере, насколько мне известно — выведены из парижской колонии. Мои собственные экспериментальные образцы также косвенно произошли от них.

Теперь следует признать, что это не совпадает с тем фактом, что форма амблистомы, которую Дюмериль впервые получил от своих аксолотлей, согласуется с видом Коупа,*A. Tigrinum*, в то время как, с другой стороны, из Marsh мы узнаем231, что *Siredon Lichenoides* (Baird), когда он подвергается метаморфозе, превращается в *Amblystoma Mavortium* (Baird).

Марш обнаружил *Siredon Lichenoides* в горных озерах (7000 футов над уровнем моря) на юго-западе Соединенных Штатов (территория Вайоминг) и получил от них путем разведения в аквариумах *Amblystoma Mavortium* (Baird). Он считает действительно сомнительным, претерпевает ли амфибия подобную трансформацию в своей естественной среде обитания, хотя он, конечно, высказывает это мнение без строгих доказательств, исходя из чисто теоретических соображений, поскольку, по его мнению, “низкая температура там менее благоприятна”.232

Если я ставлю под сомнение это последнее утверждение, то это просто потому, что *Amblystoma Mavortium* встречается во многих частях Соединенных Штатов, а именно: в Калифорнии, Нью—Мексико, Техасе, Канзасе, Небраске и Миннесоте. Действительно, ни в коем случае нельзя исключать, что в горных озерах, где Марш добыл этот вид, он может вести себя в отношении метаморфозов иначе, чем в других местах обитания, и это представляется вероятным из определенных наблюдений за*Тритоном*, на которые мы будем ссылаться впоследствии.

Между тем, в отсутствие дальнейших наблюдений мы должны признать, что парижские аксолотли были не *Siredon Lichenoides*, а каким-то близким и, вероятно, новым видом. Но наблюдение за ходом трансформации дает мало информации, хотя, по крайней мере, установлено, что этот аксолотль в своей естественной среде обитания не подвергается метаморфозам или делает это в таких исключительных случаях, как в Европе. К сожалению, в своих статьях Дюмериль не дает точного указания относительно местонахождения этого вида, завезенного из “Мексики” — вполне вероятно, что сам он не был с ним знаком, так что я могу только заявить, опираясь на авторитет Коупа, что амблистома никогда не заносилась с юга провинций Тамаулипас и Чильхуахуа, *т.е.* южнее Тропика рака.233

Это последнее утверждение, однако, не дает никакой уверенности в данном вопросе. Гораздо более важным является вышеупомянутый факт, что настоящий аксолотль из озер около города Мехико, как правило, не превращается в амблистому в этой местности, хотя этот вид в определенных случаях претерпевает метаморфозы при содержании в неволе. Исходя из этого обстоятельства и из того факта, что парижский аксолотль также претерпел лишь очень небольшой процент метаморфоз в неволе, мы можем рискнуть заключить, что этот вид также в своей естественной среде обитания либо вообще не трансформируется, либо делает это только в исключительных случаях.

Но есть еще один ряд фактов, которые бросаются в глаза при рассмотрении истории преобразований. Я имею в виду существование многочисленных видов *амблистомы* в естественном состоянии. В “Пересмотре родов *Salamandridae*”, опубликованном несколько лет назад Штраухом,234 этот автор, следуя Коупу,235 приводит двадцать видов *Amblystoma*, обитающих в Северной Америке. Хотя некоторые из этих видов основаны на единичных примерах и, следовательно, как справедливо замечает Штраух, “вполне могут быть сокращены с течением времени”, тем не менее всегда должно оставаться большое количество видов, которые живут и размножаются как настоящие амблистомы и среда обитания которых простирается от широты Нью-Йорка до широты Нью-Мексико. Следовательно, существуют

настоящие виды *Siredon*, которые регулярно принимают форму амблистомы в своих естественных условиях жизни и которые размножаются в этой форме, в то время как, с другой стороны, есть по крайней мере два вида, которые при существующих естественных условиях жизни всегда размножаются как *Siredon*. Это всего лишь другой способ выражения тех же фактов, если мы скажем, что мексиканский аксолотль и парижский*сиредон* — будь то *лихеноидные* или какие—то другие виды - стоят на более низкой ступени филетического развития, чем те виды *Amblystoma*, которые размножаются в форме саламандр. Никто не может выдвинуть никаких возражений против этого утверждения, в то время как альтернативная точка зрения, поддерживаемая всеми авторами, содержит теорию, либо выраженную, либо подразумеваемую, которая, как я считаю, неверна, а именно. что мексиканский аксолотль *остался* на низшей стадии филетического развития.

Все зоологи236, которые высказали свое мнение о трансформации аксолотля и которых, в отличие от первого наблюдателя этого факта, не смущают взгляды Кювье относительно неизменности видов, рассматривают это явление так, как если бы вид, который в силу каких-то особых условий до сих пор оставался на низкой ступени развития, теперь под влиянием каких-то других влияний был вынужден перейти на более высокую ступень.

Долгое время я верил, что это явление невозможно постичь иным способом, настолько мало я был тогда в состоянии привести все факты в соответствие с этой точкой зрения. Так, в 1872 году я высказался следующим образом237: “Почему внезапное изменение всех условий жизни (переезд из Мексики в Париж) не должно оказать прямого воздействия на организацию аксолотля, заставив его внезапно достичь более высокой стадии развития, такой, какой уже достигли многие из его союзников, и которая, очевидно, заложена в природе его организации — стадии, которой он, возможно, сам достиг, хотя и позже, в своей родной стране? Или же непостижимо, что внезапное перемещение с высоты 8000 футов над уровнем моря (Мексиканское плато) на высоту Парижа могло дать органам дыхания толчок в направлении неминуемой трансформации? По всей вероятности, мы имеем здесь дело с прямым действием изменившихся условий жизни”.

То, что содержание этого последнего утверждения должно оставаться в силе, очевидно из ранее описанных экспериментов, которые показывают, что при применении определенных внешних воздействий в нашей власти в определенной степени произвести трансформацию. Именно в этом последнем пункте и заключается новая особенность, полученная в результате этих экспериментов.

Но вынуждены ли мы также интерпретировать это явление вышеуказанным образом? *m.e.* Как внезапный прогресс в филетическом развитии вида, происходящий, так сказать, одним махом? Я думаю, что нет.

Что впервые заставило меня поверить в ошибочность этой точки зрения, так это появление живых амблистом, выведенных из личинок моего аксолотля. Эти существа никоим образом не отличались от аксолотлей только отдельными признаками, но они отличались от последних во всем их облике; в какой-то мере они отличались во всех своих частях, в некоторых - незначительно, а в других — сильно - короче говоря, они стали совершенно разными животными. В соответствии с этим их образ жизни полностью изменился; они больше не жили в воде, а днем прятались во влажном мху вивария, выходя наружу только ночью в поисках пищи в сухих местах.

Я смог увидеть огромную разницу между двумя стадиями развития на основе анатомических данных, с которыми я был давно знаком и которые Дюмериль раскрыл в отношении структуры своих амблистом. Но сбор многочисленных деталей не дает очень яркой картины метаморфозы; именно внешний вид живого животного впервые заставил меня осознать, насколько глубокой была трансформация, которую мы имеем здесь перед собой, и что это изменение затронуло не только те части, на которые непосредственно повлияло бы изменение условий жизни, такие как жабры, но и то, что большинство, если не все части животного претерпели трансформацию, которая частично может быть хорошо объяснена как морфологическая адаптация к новым условиям жизни, а частично как следствие этой адаптации (соответствующие изменения), но, вероятно, не может рассматриваться как как внезапное действие этих изменившихся условий.

Таков, по крайней мере, мой взгляд на дело, согласно которому совершенно немыслимо *per saltum* развитие видов такого рода, какое должно было иметь место здесь.

Я могу рискнуть предположить, что большинство наблюдателей метаморфоз аксолотля, как и я, до сих пор не были осведомлены о масштабах трансформации, и таким образом можно объяснить, почему теоретическая подоплека этого случая со всех сторон была неправильно понята. Очевидно, что здесь мы имеем дело с совершенно экстраординарным случаем первостепенной важности. Я полагаю, что можно легко показать, что объяснение истории метаморфозы парижского аксолотля, которое до сих пор было довольно общепринятым, обязательно включает в себя очень далеко идущий принцип. Если эта интерпретация верна, то, по моему мнению, должны также соответствовать идеям тех, кто, подобно Келликеру, Аскенази, Негели и, среди философов, Гартману и Хюбнеру, относят трансформацию видов в первую очередь к силе, врожденной организму, к активному,*m.e.* самоподдающемуся “закону развития” - филетической жизненной силе.

Таким образом, если аксолотли, превратившиеся в амблистомы, рассматриваются как особи, которые под влиянием внешних воздействий предвосхитили филетическое развитие других, то это продвижение может быть приписано только филетической жизненной силе, поскольку трансформация происходит внезапно и не оставляет времени для постепенной адаптации в течение поколений.*Косвенное* влияние внешних условий жизни, *m.e.* естественный отбор, таким образом, исключается с самого начала. Но *прямое* действие изменившихся условий жизни никоим образом не дает объяснения полной трансформации всей структуры, о которой я уже упоминал и к которой я теперь перейду более подробно.

Различия между парижским аксолотлем и его амблистомой, согласно Дюмерилю, Келликеру и моим собственным наблюдениям, заключаются в следующем:—

1. Жабры исчезают; жаберные щели закрываются, и из жаберных дуг остаются только передние, задние исчезают. В то же время оса *подъязычной кости* изменяется (Дюмериль).

2. Спинной гребень полностью исчезает (Дюмериль).

3. Водный хвост превращается в хвост, подобный хвосту саламандры (Дюмериль), который, однако, не цилиндрический, как у саламандры, а несколько сжатый с боков (Вайсман).

4. Кожа становится желтовато-белой, с неравномерными пятнами по бокам и спине (Дюмериль), в то же время ее прежний серо-черный основной цвет меняется на блестящий зеленовато-

черный (Вайсман); более того, слизистый секрет кожи исчезает, а кожные железы становятся незначительными (Келликер).

5. Глаза становятся выпуклыми, зрачки сужаются (Келликер), и формируются веки, способные полностью закрывать глаза; у аксолотля только узкая кольцевидная складка окружает глаза, так что они не могут быть закрыты (Вайсман).

6. Пальцы ног сужаются и теряют свои кожеподобные отростки (Келликер), или, точнее, полуперепонки, которые соединяют проксимальные концы пальцев на всех стопах (Вайсман).

7. Зубы расположены у этого вида, как и у всех других *амблистом*, поперечными рядами; в то время как у аксолотлей, как и у личинок*тритона*, они расположены по бокам челюсти в виде изогнутой дугообразной полосы, окруженной несколькими рядами зубов.238 (Duméril. Смотрите его рис., *лок. цит. по* стр. 279).

8. У аксолотля нижняя челюсть, в дополнение к зубам на верхнем крае кости, также имеет "дополнительные вмятины для удаления лишних ран"; последние исчезают после метаморфозы (Дюмериль). Я добавлю, что постоянные зубы принадлежат к*зубному* зубу нижней челюсти, а те, которые выпадают, - к *операционному*.239

9. Поверхность задней подвижной части тела слегка вогнута как до, так и после трансформации; однако передняя часть менее вогнута при *амблистоме*, чем при *Сиредоне* (Дюмериль).

Я еще не смог проверить 7-е и 9-е утверждения Дюмериля, поскольку я не хотел убивать ни одну из моих живых амблистом,240 просто для того, чтобы подтвердить наблюдения натуралиста, которому, безусловно, можно полностью доверять. Я также пока не наблюдал трансформации жаберных дуг, но все остальные утверждения Келликера и Дюмериля я могу полностью подтвердить.

Структурные различия между аксолотлем и амблистомой значительно больше и имеют большее значение, чем различия между родственными родами или даже между семействами Urodela. Род *Siredon*, несомненно, принадлежит к подотряду, отличному от рода *Amblystoma*, в который он иногда трансформируется. Штраух, самый недавний систематик в этой группе, отличает подотряд *Salamandrida* от подотряда *Ichthyodea* наличием век и расположением небных зубов в один ряд на заднем крае небной кости: у *Ichthyodea* веки отсутствуют, а небные зубы либо “расположены на переднем крае небной кости”, либо “покрывают всю поверхность небных пластинок щеткообразно”. пучки".

Как возможно рассматривать такие широко расходящиеся анатомические признаки как изменения, внезапно вызванные действием (но однажды оказанные) изменившихся условий жизни? Одновременно с выпадением старых и появлением новых небных зубов происходят изменения в анатомической структуре позвоночного столба, а также — как мы можем справедливо заключить из правильного наблюдения Келликера о прекращении выделения слизистой оболочки — в гистологической структуре кожи. Кто возьмется объяснить все эти глубокие изменения прямым и внезапным действием определенных внешних воздействий? И если бы кто-нибудь был склонен объяснять такие изменения следствием исчезновения жабр, *т.е.* как коррелятивные изменения, то что еще является такой корреляцией, как не филетическая жизненная сила под другим названием?

Если в результате одного изменения, вызванного прямым действием внешних факторов, все тело может за два дня трансформироваться во всех своих частях именно таким образом, который кажется наиболее приспособленным к новым условиям жизни, в которых ему отныне предстоит существовать, то слово “корреляция” - это всего лишь фраза, которая ничего не объясняет, но которая препятствует любой попытке лучшего объяснения, и было бы предпочтительнее просто исповедовать веру в филетическую жизненную силу.

Более того, вряд ли допустимо искать такое объяснение, поскольку известны уроделы, у которых нет жабр во взрослом состоянии, и которые, тем не менее, обладают всеми другими признаками *ихтиодеи*, а именно. отсутствие век, характерных небных зубов и языковой кости. Так обстоит дело с родами *Amphiuma* (Linn.), *Menopoma* (Harl.) и *Cryptobranchus* (v. d. Hoev.). Два первых рода, как известно, все еще обладают жаберными щелями, но *Cryptobranchus* даже утратил эти щели, которые, как и при *амблистоме*, зарастают кожей; тем не менее *Cryptobranchus* является, согласно одновременному свидетельству всех систематиков, настоящей саламандрой по повадкам, языковой кости, небным зубам,241 и проч. Далее следует добавить, что сам аксолотль может потерять жабры, не превращаясь при этом в Амблистому. Я уже упоминал ранее, что у аксолотлей, которых держали на мелководье, жабры часто становились миниатюрными, а иногда случается и так, что они полностью сморщиваются. У меня есть аксолотль, консервированный в спирте, у которого жабры сморщились в маленькие неправильные пучки, а спинной гребень также настолько полностью отсутствует, что его место занята длинная борозда, и даже на хвосте гребень полностью исчез с нижнего края и примерно наполовину с верхнего. Несмотря на это, это существо сильно отличается от амблистомы по строению; оно обладает дугообразным жаберным аппаратом, небными зубами, кожей и т. Д. Аксолотля.

Следовательно, эти факты доказывают, что выпадение жабр далеко не всегда влечет за собой все другие модификации, которые мы наблюдаем при метаморфозе аксолотля, так что эти модификации ни в коем случае не являются необходимым и непосредственным следствием такого выпадения жабр.

Произойдут ли эти модификации после долгого ряда поколений — приобретут ли преемники *Cryptobranchus* когда-нибудь саламандриобразную структуру - это другой вопрос, на который я не смог бы точно ответить отрицательно. Но этот вопрос здесь не рассматривается, поскольку нас сейчас интересует только *непосредственный результат* выпадения жабр.

Таким образом, проблема, по—видимому, заключается в следующем: либо принятая до сих пор интерпретация истории трансформации аксолотля как дальнейшего развития вида неверна, либо случай с аксолотлем неопровержимо доказывает существование филетической жизненной силы.

Теперь мы должны спросить, не поддаются ли факты этой трансформационной истории другому объяснению.

Я считаю, что это, безусловно, возможно, и что с некоторой степенью вероятности можно доказать правильность другой интерпретации.

Я придерживаюсь мнения, что те амблистомы, которые развились в некоторых случаях в неволе у *Siredon Mexicanus* (*S. Pisciformis*), а также у парижских аксолотлей, являются не прогрессирующими, а реверсивными формами; я полагаю, что аксолотли, которые сейчас обитают в мексиканских озерах, были амблистомами в прежнюю геологическую (или, точнее, зоологическую) эпоху, но что из-за изменений в условиях их жизни они вернулись к более раннему виду многолетнежаберных. этап.

Несомненно, впервые меня привели к этой концепции результаты, полученные в результате моих исследований сезонного диморфизма бабочек.242 В данном случае нас также интересовали две различные формы, под которыми появляется один и тот же вид, и было показано, что, вероятно, одна из них филетически старше другой. Более молодая летняя форма, по моему мнению, возникла в результате постепенного улучшения климата из зимней формы, которая в более раннюю зоологическую эпоху была единственной существующей; но последняя, первичная форма, не по этой причине прекратила свое существование, а теперь каждый год чередуется в качестве зимней формы со вторичной летней формой.

Теперь с сезонно диморфными бабочками было легко заставить летний выводок принять зимнюю форму, подвергая их куколок длительному воздействию низкой температуры; и было показано, что весьма вероятно, что это резкое и часто очень обширное изменение или трансформация, только по-видимому, происходит внезапно и является лишь кажущимся результатом воздействия холода на это поколение, в то время как на самом деле это зависит от возврата к первичной форме вида, так что низкая температура, применяемая только один раз, дает лишь толчок к возврату, а не является истинной причиной смерти. трансформация. Эту причину, скорее, следует искать в длительном действии холода, которому подвергались предки существующих сегодня бабочек на протяжении тысяч поколений и конечным результатом которого является зимняя форма.

Если мы на мгновение предположим, что моя интерпретация трансформации аксолотля, только что предложенная, верна, мы должны иметь условия, во многих отношениях аналогичные условиям сезонного диморфизма. Верно, что в этом случае две формы больше не чередуются регулярно друг с другом, но иногда первичная форма может появляться вместо вторичной формы из-за действия внешних условий.

Точно так же, как в случае сезонного диморфизма возможно заставить летнее поколение отказаться от летней формы и принять зимнее обличье под действием холода; так и в данном случае мы можем побудить аксолотля принять амблистомную форму, сделав обязательное воздушное дыхание на определенной стадии жизни; и далее, точно так же, как в случае сезонного диморфизма можно показать, что это искусственно произведенное изменение является лишь кажущейся резкой трансформацией, а на самом деле возвратом к гораздо более древней зимней форме; так что здесь мы не имеем никакого представления о том, что такое сезонное диморфизм. фактическое, но лишь кажущееся изменение вида — возврат к филетически более древней форме.

Это, безусловно, кажется парадоксом, поскольку в результате реверсии здесь возникает форма, которая, тем не менее, несомненно, должна считаться более высокоразвитой. Я полагаю, однако, что многое из того, что кажется парадоксальным в этом утверждении, исчезнет при дальнейшем рассмотрении.

В первую очередь следует принять во внимание, что филетическое развитие видов ни в коем случае не всегда должно происходить путем продвижения. Мы действительно имеем много случаев регрессивного развития, хотя и в несколько ином смысле, как у паразитов и тех форм, которые перешли от свободного передвижения к сидячему образу жизни.243 Я не путаю такого рода регрессивное развитие, возникающее в результате остановки определенных органов и систем органов, с истинной реверсией. Последнее представляет собой возврат к форме, которая уже когда-то существовала; но в первом случае, несмотря на все упрощение организации, всегда появляется какая-то совершенно новая черта. Но я не в состоянии увидеть никакой абсурдности в предположении, что даже истинная реверсия, будь то целого вида или особей определенного района, может рассматриваться как возможная, и я не требую дальнейших уступок. Почему, например, должно быть непостижимым, что в очень отдаленный период аксолотль был приспособлен к жизни на суше; что под прямым и косвенным воздействием изменившихся условий жизни он постепенно приобрел форму саламандры, но что впоследствии, из-за новых и неблагоприятных изменений в условиях жизни, он снова вернулся к более старой форме или, по крайней мере, к форме, близкой к ней?

Во всяком случае, такое предположение не содержит ничего противоречащего известным фактам, но может быть поддержано многими способами, и, наконец, оно заслуживает похвалы, по крайней мере, на мой взгляд, как предлагающее единственно приемлемое объяснение рассматриваемых нами фактов.

Существование целого ряда видов *Amblystoma*, как уже упоминалось, сразу показывает, что виды*Siredon* могут возвыситься до формы саламандры и могут регулярно размножаться в этом состоянии, и, более того, что этот филетический прогресс уже фактически произошел у многих видов.

То, что дегенерация может также происходить от этой высокой стадии развития к более низкой, показано многими наблюдениями за нашими водными саламандрами. Известно, что при определенных обстоятельствах тритоны, как обычно выражаются, становятся “половозрелыми в личиночном состоянии”.

В 1864 году Де Филиппи244 обнаружил пятьдесят тритонов в пруду в Андерматтене, по соседству с Пунейгеном, и из них только у двух было строение взрослой водяной саламандры; у всех остальных все еще были жабры, но, несмотря на это, они совпадали по обоим полам, размеру и развитию половых органов со взрослыми животными. Де Филиппи установил, что эти “половозрелые личинки” не только внешне напоминали личинок благодаря наличию жабр, но и обладали всеми другими анатомическими признаками личинок, *т.е.* характерными пучками небных зубов, расположенными с обеих сторон в положении последующих одиночных рядов, и позвоночным столбом, представленным по всей его длине *спинной хордой*.

Согласно моему мнению, это был бы случай возврата тритона к непосредственно предшествующей филетической стадии, *т.е.* к перенибранхиальной стадии, и в данном случае большинство зоологов, придерживающихся теории происхождения, несомненно, согласились бы с этой точкой зрения. Я счел бы, по крайней мере, бесполезной игрой слов, если бы мы здесь говорили о личиночном размножении, и, таким образом, поверил бы, что мы что-то объяснили. Животное, несомненно, становится половозрелым в том же состоянии, в котором оно впервые

появляется в виде личинки, но сначала мы получим представление о природе этого процесса, рассмотрев, что эта так называемая “половозрелая личинка” имеет точное строение, которым, должно быть, обладала предшествующая филетическая стадия вида, и что, следовательно, перед нами индивидуальный возврат к более древней филетической стадии вида. Я утверждаю, что Дюмериль ошибается, рассматривая этот случай с тритоном как параллельный истинному личиночному размножению *Cecidomyia* личинки Вагнера. В этом последнем случае, конечно, не возврат к более древней филетической стадии наделяет личинок способностью к размножению, поскольку последние не представляют более древней филетической стадии вида, а должны были возникнуть одновременно с этой последней стадией. Огромное структурное различие между личинками и воображаемыми объясняется не тем, что последние возникли из первых дополнительно как готовое производство, а тем, что оба были одновременно адаптированы к постоянно меняющимся условиям жизни.245 Рассматриваемые филетически, эти личинки ни в коем случае не обязательно являются переходными к происхождению мух. Они могли бы быть совершенно иными, если бы форма образов не была при этом изменена, поскольку стадии метаморфоза насекомых различаются независимо друг от друга в соответствии с условиями жизни, которым они подвергаются, и оказывают друг на друга едва ли какое-либо или лишь очень небольшое формообразующее влияние, как было подробно доказано в предыдущем очерке. В любом случае способность этих личинок (*Cecidomyiae*) размножаться бесполым путем сначала была приобретена как вторичный признак, как явствует из того факта, что существуют многочисленные виды того же рода, которые не “выкармливают” себя. В той форме, которой они обладают сейчас, они никогда не смогли бы сыграть роль на заключительной стадии онтогенеза и раньше не могли обладать способностью к половому размножению.246 Короче говоря, здесь мы имеем дело с истинным личиночным размножением, в то время как у Тритона мы имеем возврат к более древней филетической стадии.247

Я не могу согласиться с моим другом профессором Геккелем, когда он иногда называет реверсию тритонов “адаптацией” к чисто водному существованию.248Мы могли бы здесь говорить об “адаптации”, только если бы понимали это слово в совершенно ином смысле, чем тот, в котором оно было впервые введено в науку Дарвином и Уоллесом. Эти натуралисты, таким образом, обозначают постепенную физическую трансформацию, происходящую в ходе поколений в соответствии с новыми требованиями изменившихся условий жизни, или, другими словами, действие естественного отбора, а не результат внезапно и непосредственно действующей преобразующей причины, воздействующей только один раз на поколение.

Именно потому, что слово “адаптация” может использоваться в обычном языке во многих смыслах, желательно, чтобы оно имело только *одно* точное значение, и, прежде всего, чтобы мы не говорили об адаптации там, где происходит едва ли какое-либо морфологическое изменение, а только своего рода функциональное изменение в смысле, используемом Дором.249 Так обстоит дело, например, когда Forel250 показывает, что пресноводные легочные, организация которых объясняется непосредственным дыханием воздухом, тем не менее, могут прижиться на самых больших глубинах. о горных озерах, через которые их легкие снова используются в качестве жабр. То, что при этом в легких не происходит ни малейших изменений, показано наблюдениями Фон Зибольда,251 который видел, как мелководные легочные рыбы попеременно использовали свои легкие для прямого воздушного и водного

дыхания, в зависимости от количества воздуха, содержащегося в воде. Если бы мы, как фон Зибольд, просто применили слово “адаптация” к таким случаям, это выражение утратило бы особый смысл, который оно первоначально передавало, и от этого слова пришлось бы отказаться как от *терминус техникус*; тем не менее, о таких случаях, возможно, можно говорить как о *физиологической* адаптации.

В любом случае репродуктивные “личинки” тритонов так же мало представляют собой пример истинной адаптации, как и аксолотли, которые иногда трансформируются в амблистому. В обоих случаях упомянутая трансформация ни в коем случае не является необходимой для жизни индивида. Взрослые тритоны (лишенные жабр) могут существовать, как я сам видел, в течение многих месяцев и, вероятно, также в течение года в глубокой воде, хотя и приспособлены к чисто легочному дыханию; в то время как аксолотли, как я уже упоминал, могут год прекрасно жить на мелководье, бедном воздухом. Если их жабры при этом сморщиваются или полностью исчезают, то даже это не адаптация в дарвиновском смысле, а результат непосредственно действующих внешних воздействий, и главным образом уменьшения их использования.

Случай, полностью аналогичный случаю Филиппи, был замечен Жюльеном в 1869 году. Четыре личинки самок *Lissotriton Punctatus* (Колокольчик) —(синоним *Triton Tæniatus*, Schnd.), взятые из бассейна, оказались половозрелыми. В их яичниках находились зрелые яйцеклетки, готовые к откладке, и две из них действительно отложили яйцеклетки. Четыре личинки мужского пола, найденные в том же бассейне, оказались одинаково развитыми по размеру, но в их яичках не было свободных сперматозоидов, а только сперматозоиды.252

Я встречался с третьим случаем подобного рода, упомянутым Лейдигом в его мемуарах, богатых интересными подробностями, “О хвостатых амфибиях вюртембургской фауны”.253 Шрайберс, бывший директор Венского музея, также обнаружил “личинки” тритонов с хорошо развитыми жабрами, но размером со “взрослых особей мужского пола” и, как показало анатомическое исследование, с хорошо “развитыми половыми органами”, причем яичники были особенно наполнены яйцами.

Таким образом, установлено, что виды, которые давным-давно достигли стадии саламандры в филетическом развитии, могут время от времени дегенерировать до стадии перенибранхиальных. Этот факт, очевидно, делает мою концепцию аксолотля как реверсивной формы гораздо менее парадоксальной — действительно, случаи реверсии у Тритона в точности аналогичны процессу, который, как я полагаю, имел место у аксолотля. Нам стоит только заменить тритонов амблистомами, представить водоем, в котором Де Филиппи обнаружил свою “половозрелую личинку тритона”, увеличенную до размеров Мексиканского озера, и представить неизвестные и, возможно, в данном случае преходящие причины реверсии постоянными, и у нас есть все необходимое, насколько нам известно в настоящее время, для восстановления аксолотля; мы получаем популяцию перенибранхиальных в озере.

Пока не установлено, действительно ли перенибранхиальная форма тритона постоянно преобладала в бассейне Де Филиппи, поскольку, насколько мне известно, с тех пор это не изучалось.

Давайте, однако, предположим на мгновение, что это действительно так и что в этом месте существует колония перенибранхиальных тритонов, размножающихся половым путем: должны ли мы задаваться вопросом, появлялся ли иногда среди их потомства настоящий тритон, или

нам удалось побудить большинство особей этого выводка превратиться в тритонов, удерживая их на мелководье? На мой взгляд, это как раз тот случай с мексиканским аксолотлем.

Однако мне не нужно ограничиваться этим, чтобы поддержать свою гипотезу, но я также должен прямо опровергнуть ранее распространенную точку зрения, поскольку последняя противоречит фактам.

Если бы у аксолотлей действительно существовала тенденция к внезапному филетическому развитию, то один факт остался бы совершенно непонятным, а именно. стерильность амблистом.

Примерно из тридцати амблистом, полученных Дюмерилем до 1870 года, ни одна не находилась в состоянии половой зрелости; не происходило ни совокупления, ни отложения яйцеклеток, а анатомическое исследование отдельных образцов показало, что яйцеклетки были незрелыми, и что сперматозоиды, хотя и присутствовали, не имели волнистой оболочки, характерной для саламандр, но не были лишены всякой способности двигаться, только, как установили четвероногие, были “неполностью подвижны”.254

Точно так же и пять амблистом, о которых я писал, до настоящего времени не проявляют признаков размножения.

Возражение, выдвинутое Sacc,255 что стерильность амблистом, полученных от аксолотлей, объясняется “плохим питанием”, очевидно, имеет мало смысла. Как получается, что аксолотли, которых кормят точно таким же образом, так легко размножаются? Более того, я могу однозначно утверждать, что мои амблистомы получали очень хорошее питание. Это правда, что они еще едва достигли двухлетнего возраста, но аксолотль свободно размножается на второй год, а некоторым амблистомам Дюмериля в 1870 году было по пять лет.

Этот факт бесплодия решительно противоречит идее о том, что эти амблистомы являются регулярными предшественниками филетически развивающегося рода *Siredon*.256 Я ни в коем случае не буду утверждать, что моя теория реверсии действительно объясняет бесплодие, но она, по крайней мере, не противоречит ему напрямую. Простые реверсивные формы могут отмирать, не размножаясь; но *новая форма*, вызванная действием филетической жизненной силы, не должна быть бесплодной, потому что это точная “цель”, которую имела в виду жизненная сила. Концепция жизненной силы включает в себя концепцию телеологии.

Более того, стерильность амблистомы, хотя и не полностью объяснима с нашей точки зрения, может быть продемонстрирована как явление не совсем изолированное. В вышеупомянутом случае с*Lissotriton Punctatus*“личинки” женского пола, безусловно, были половозрелыми и откладывали яйца, но у самцов того же периода в яичках не было полностью развитых сперматозоидов.

Другие случаи такого рода мне неизвестны; в то время, когда я проводил эксперименты с уже зарегистрированными бабочками (см. Первый очерк), эта точка зрения была отдаленной, и поэтому я пренебрег исследованием искусственно выведенных реверсивных форм в отношении их органов размножения. Но общие соображения приводят к предположению, что атавистические формы могут легко оставаться стерильными.

Дарвин257 находит непосредственные причины бесплодия, во-первых, в действии широко различающихся условий жизни, а во-вторых, в скрещивании особей, сильно отличающихся по конституции. Несомненно, именно изменяющиеся условия жизни приводят к метаморфозе аксолотля, и с этой точки зрения неудивительно, что мы находим стерильными тех особей, на которых эти изменившиеся условия оказывают такое сильное влияние, что они возвращаются к форме саламандры.

Этим никоим образом не подразумевается утверждение, что реверсия неизменно сопровождается бесплодием, и никто не может возразить против моей интерпретации метаморфозы аксолотля, что репродуктивная колония аксолотлей никогда не могла возникнуть в результате реверсии. Напротив, откладывающие яйца личинки самок тритона Джульена показывают, что и при реверсии способность к размножению может быть полностью сохранена.258 Из вышеупомянутых общих причин бесплодия можно даже сделать вывод, что фертильность может быть утрачена в разной степени, и в определенной степени можно дополнительно понять, почему эта фертильность более полно теряется при возвращении к амблистоме, чем при возвращении тритона к перенибранхиальной форме.

Если в этих случаях реверсия вызвана изменением условий жизни, мы, возможно, можем предположить, что величина этого изменения определяла бы степень фертильности и сохранение реверсионной формы. Однако еще в большей степени на фертильность будет влиять степень морфологических различий, возникающих в результате реверсии. Мы знаем, что смешение очень разных конституций (*например*, скрещивание разных видов) приводит к бесплодию. Нечто подобное возникает в результате внезапного возврата к стадии развития, сильно отличающейся по всей своей структуре. Здесь мы также имеем дело в определенном смысле с объединением двух очень разных конституций в одном человеке — своего рода скрещивание.

С этой точки зрения можно в какой-то мере понять, почему стерильность может быть результатом реверсии; с другой стороны, мы, таким образом, не получаем объяснения, почему при одинаковой величине морфологических различий в одном случае возникает полная стерильность, а в другом - относительная фертильность. Морфологическая разница между аксолотлем и амблистомой точно такая же, как между Тритоном и его “половозрелой личинкой”; разница между двумя случаями реверсии полностью зависит от направления прыжка, которое в первом случае прямо противоположно направлению, принятому во втором.

Здесь можно искать объяснение различной силы воздействия на репродуктивную способность; на самом деле, не в направлении самого скачка, а в различиях в онтогенезе, которые определяются различиями в направлении скачка. Возврат тритона к более старой филетической стадии совпадает с остановкой на более молодой онтогенетической стадии; или, другими словами, более старая стадия филогенеза, к которой происходит возврат, все еще полностью присутствует в онтогенезе каждой особи. Каждый тритон является перенибранхиальным на протяжении длительного периода своей жизни; рецидивирующая особь просто возвращается к более старой филетической стадии, оставаясь на личиночной стадии своего индивидуального развития.

Но совершенно иначе обстоит дело с возвращением аксолотля к ранее приобретенной, но давно заброшенной форме амблистомы. Это не сохранилось в онтогенезе аксолотля, но было полностью утрачено; в течение длительного ряда поколений — так мы должны предполагать -

онтогенез всегда достигал только перенибранхиальной формы. Итак, если бы в настоящее время определенные особи были вынуждены вернуться к форме амблистомы, то, конечно, с морфологической точки зрения не было бы совершено большего скачка, чем возврат тритона к перенибранхиальной форме, но в то же время скачок был бы совершен в другом направлении, а именно. в течение длительного ряда поколений возвращался к форме, которую вид не производил в течение длительного периода и которая в определенной степени стала ему чуждой. Таким образом, мы имели бы здесь также прививку совершенно иного строения к строению аксолотля, или, если кому-то больше нравится, смешение двух совершенно разных телосложений.

Конечно, я далек от того, чтобы претендовать на точность этого “объяснения"; это не более чем попытка указать направление, в котором следует искать причины, в разной степени влияющие на репродуктивную способность. Более глубокое проникновение в суть и особая демонстрация того, каким образом эти причины приводят к таким результатам, должны быть отложены на будущее. На данный момент достаточно указать, что существует существенное различие между двумя видами реверсии, и сделать до некоторой степени понятным, что это различие может быть определяющим импульсом в отношении вопроса о бесплодии. Возможно, сокрытый здесь от нас закон однажды будет сформулирован следующим образом: Атавистические особи теряют способность к размножению тем полнее, чем больше поколений их предков, чей онтогенез больше не включает филетически более древнюю стадию, к которой происходит возврат.

Гипотеза, которая интерпретирует трансформацию аксолотля как случай реверсии, таким образом, допускает возможность того, что мы способны понять стерильность амблистом, возникающих таким образом, в то время как, с другой стороны, для приверженцев филетической жизненной силы это наблюдаемое стерильность является не только, как Дюмериль выражается, "недостижимой научной истиной”, но и абсолютным парадоксом. Мы должны ожидать, что такой руководящий и побуждающий принцип вызовет к существованию новые формы, обладающие жизнеспособностью и не обреченные на гибель, тем более что онкасается комбинации структурных признаков, которые, будучи получены другим способом (а именно от других видов*Siredon*), уже давно показали, что обладают жизнеспособностью и репродуктивной способностью. Мы действительно знакомы с видами *амблистомы*, которые размножаются как таковые, и каждый из которых возникает из личинки, подобной аксолотлю. Таким образом, мы не можем рассматривать стерильные амблистомы, образующиеся у парижских аксолотлей, как неудачные попытки жизненной силы — интерпретация, которая, безусловно, сама по себе уже достаточно опрометчива.

Теперь, если спросят, какое изменение в условиях жизни могло привести к возврату в Мексиканском озере259 амблистомы к сиредонской форме, я должен признать, что могу дать лишь предположительный ответ, имеющий лишь условную ценность, пока он не подкреплен точным знанием условий, сложившихся там, и привычек как аксолотля, так и амблистомы.

В целом можно предположить, что реверсия вызвана теми же внешними условиями, что и те, которые ранее вызвали перенибранхиальную стадию. Это предположение в первую очередь подтверждается описанными здесь экспериментами, поскольку очевидно, что побуждение к воздушному дыханию заставляет молодого аксолотля возвращаться к форме амблистомы, *m.e.*

побудительной причиной, под доминирующим влиянием которой, должно быть, возникла форма амблистомы.

И здесь случай очень похож на случай сезонно диморфных бабочек. Возврат летнего выводка к зимней форме там легче всего вызывается действием холода, *т.е.* тем же влиянием, что и то, под влиянием которого развилась зимняя форма.

Мы действительно знаем, что реверсия может также возникать при скрещивании рас и видов, и я попытался показать, что реверсия у бабочек может быть вызвана и другими воздействиями, помимо холода; но все же наиболее вероятным предположением, очевидно, является то, что реверсия была бы вызвана постоянным действием тех же воздействий, что и те, которые в определенном смысле создали перенибранхиальную форму. В том, что последнее произошло под влиянием водной флоры и фауны, сомнений быть не может, и, таким образом, в соответствии с моим предположением, гипотетическая *Amblystoma Mexicanum*, предполагаемая предковая форма аксолотля Мексиканского озера, могла быть возвращена к перенибранхиальной форме из-за сокращения возможностей ее обитания на суше и из-за того, что она была вынуждена часто бывать в воде.

Я не буду здесь возвращаться к рассмотрению любых других мнений *ab initio*. Очень желательно проводить различие между простыми импульсами, которые способны вызвать внезапную реверсию, и между реальными трансформирующими причинами, которые прямо или косвенно приводят к перестройке вида. Таким образом, возможно *априори*, что реверсия может произойти под действием провоцирующей причины, не имеющей ничего общего с происхождением филетически более древней формы. Температура, безусловно, не играла никакой роли или играла лишь очень малую роль в формировании перенибранхиальной формы; тем не менее холод вполне мог быть одной из причин, побудивших амблистому когда-то вернуться к *сиредонной* форме, и в настоящее время мы не можем считать ошибочным утверждение Де Соссюра, что низкая температура мексиканской зимы могла предотвратить ту трансформацию (аксолотля в амблистому), которая произошла бы “в теплом помещении для рептилий” в Ботаническом саду. Он поддерживает эту точку зрения, заявляя, что “Чуди обнаружил амблистому” (конечно, другой вид) “в самых жарких районах Соединенных Штатов”. “Однако на Мексиканском плато каждую зиму выпадает снег, и если озеро на самом деле не замерзает, его температура должна очень значительно упасть в самых мелководных частях”.

Но хотя этой точке зрения не противопоставляются никакие теоретические соображения, я по-прежнему считаю ее неверной. Я сомневаюсь, что именно температура привела к обратному превращению амблистомы в Аксолотля или что, согласно концепции Де Соссюра, в настоящее время предотвращает превращение аксолотля в Мексиканском озере. Я сомневаюсь в этом, потому что амблистомы в настоящее время известны во всех частях Соединенных Штатов вплоть до Нью-Йорка на север, что является доказательством того, что зимний холод, значительно более сильный, чем на Мексиканском плато, не является препятствием для метаморфоза аксолотлей, и что этот род не проявляет себя в этом отношении более чувствительным, чем наши местные роды *Salamandridae*.

Следующие наблюдения Де Соссюра, в которых он обращает внимание на природу Мексиканского озера, кажутся мне более заслуживающими рассмотрения: “Дно этого озера неглубокое, и человек незаметно переходит из озера в обширные болотистые области, прежде

чем достичь твердой почвы; возможно, это обстоятельство делает аксолотля неспособным достичь суши и препятствует трансформации".

В любом случае Мексиканское озеро предлагает очень своеобразные условия для жизни земноводных. Мой уважаемый друг доктор В. Франциус обратил мое внимание на тот факт, что это озеро — как и многие другие мексиканские озера — слегка соленое. Во время завоевания Мексики Фердинандом Кортесом это обстоятельство привело к окончательной сдаче города, так как испанцы перекрыли подачу воды осажденным, и вода озера непригодна для питья. Древние мексиканцы проложили водопроводы с далеких гор, и город до сих пор снабжается водой, доставляемой по трубопроводам.

Эта соленость сама по себе не может быть причиной вырождения в перенибранхиальную форму, но вполне может быть таковой в сочетании с другими особенностями озера. Самая узкая часть озера - восточная, и только в этой части обитает аксолотль. Теперь, зимой, сильные восточные штормы обрушиваются с гор и дуют непрерывно, разгоняя воду перед собой до такой степени, что она скапливается в западной части озера, где это часто вызывает наводнения, в то время как 2000 футов мелководного восточного берега часто остаются совершенно сухими.260

Теперь, если мы рассмотрим эти две особенности, а именно. соленость и периодическое высыхание части дна озера из-за непрерывных штормов, безусловно, создают для аксолотлей такие условия жизни, которые можно встретить лишь у немногих видов. Можно, конечно, попытаться применить эти факты в совершенно противоположном смысле и рассматривать их как противоречащие моей теории, поскольку отступление воды от значительной части дна озера, как можно было бы подумать, скорее облегчило бы переход к жизни на суше и действительно вынудило бы принять такой образ существования. Но, таким образом, мы должны забыть, что обнаженное дно озера представляет собой стерильную поверхность без пищи или укрытия, и, прежде всего, без растительности; и далее, что из-за значительной солености воды (удельный вес = 1,0215),261 вся обнаженная поверхность должна быть покрыта коркой соли, что сделало бы совершенно невозможным для существ питаться на суше. Хлорид и карбонат натрия растворены в воде в таких значительных количествах, что они регулярно осаждаются на берегах озера в виде корки, которую собирают в засушливый сезон года и отправляют на рынок под названием "текисквит" (Мюленпфордт).262

Таким образом, не лишено оснований предположение, что особые условия затрудняют этому существу добывание пищи на суше, чем в воде, и одного этого могло быть достаточно, чтобы побудить его приобрести привычки к чисто водному существованию и, таким образом, вернуться к перенибранхиальной или ихтиодной форме.

Но хватит предположений. Мы не должны жаловаться на то, что не можем издалека с точностью обнаружить причины, вынудившие аксолотля отказаться от стадии амблистомы, до тех пор, пока мы не в состоянии объяснить гораздо более близкие случаи реверсии у тритонов Филиппи и Джульена; тем не менее, и в этих случаях причины, влияющие на всю колонию тритонов, должны быть общими, поскольку — по крайней мере, в случае, замеченном Филиппи, — подавляющее большинство особей оставалось в личиночном состоянии. Эксперименты с личинками тритона могли бы пролить больший свет на этот предмет; в первую очередь необходимо было бы установить, можно ли искусственно вызвать реверсию, и если да, то какими воздействиями.

Исходя из ранее упомянутых экспериментов с бабочками, а также из результатов, полученных с аксолотлями, мы должны ожидать, что у тритонов произойдет возврат к ихтиодной форме, если мы допустим провоцирующую причину, а именно. омовение жабр и всего тела водой действовало настойчиво и в то же время сдерживало то влияние, под действием которого развилась форма саламандры, а именно. промывание жабр, кожи и поверхностей легких воздухом.

Можно встретить старые эксперименты такого рода, но они никогда не проводились в течение достаточного времени, чтобы полностью развеять подозрение, что рассматриваемые образцы, возможно, претерпели бы обычную метаморфозу, если бы их существование было продлено.

Таким образом, Шрайберс263 сообщает, что “удерживая головастиков саламандры, обитающих на свободе на последней стадии роста, под водой с помощью приспособления (сети?) и скармливая им мелко нарезанных дождевых червей, он смог удерживать их в течение нескольких месяцев — и даже в течение всей зимы — в этом состоянии, и таким образом принудительно отсрочить их окончательное изменение и переход от стадии головастика к стадии совершенного существа в течение этого периода”. Не указано, подверглись ли животные окончательной трансформации, так что нельзя решить, имеем ли мы здесь случай реверсии или просто замедленного развития. То, что метаморфоза может происходить по прошествии длительного периода времени, показано экспериментами на головастике из семейства *Пелобатес,* проведенными профессором Лангером в Вене.264 Этих существ содержали на большой глубине таким образом, что они не могли выйти на сушу, и таким образом у трех из большого числа особей метаморфоза была отложена до второго лета; несмотря на это, затем трансформация произошла.

Нельзя возражать против моей гипотезы реверсии, что она, с одной стороны, противоречит тому, что, с другой стороны, она постулирует, а именно.*солевое* изменение структуры. Реверсия характеризуется внезапным приобретением более старой, *m.e.* ранее существовавшей филетической стадии. То, что реверсия происходит, является фактом, в то время как никто до сих пор не смог доказать или даже сделать вероятным, что стадия будущего (*sit venia verbo*) была достигнута сразу (*per saltum*).

Теперь, если в нынешних условиях жизни аксолотля возможно обнаружить влияния, которые затрудняют или совершенно исключают для него жизнь на суше и которые, следовательно, являются стимулами к возврату к ихтиодной форме, другая часть моей гипотезы — предположение, что аксолотль в прежний период превратился в амблистому, — также может быть подтверждена фактами.

Мы знаем от Гумбольдта265, что уровень Мексиканского озера в сравнительно недавний период был значительно выше, чем в настоящее время. Мы знаем также, что мексиканское плато было покрыто лесом, который теперь уничтожен везде, где есть человеческие, и особенно испанские поселения. Теперь, если мы предположим, что в какой-то послеледниковый период горные леса простирались до границ озера, в то время глубокого, с обрывистыми берегами и гораздо менее засоленного, мы, таким образом, должны были бы представить условия жизни, не только отличные от существующих в настоящее время, но и такие, которые были бы наиболее благоприятными для развития вида саламандр.

В целом, я полагаю, что против моей попытки объяснить исключительную метаморфозу аксолотля из мексиканского озера нельзя возразить как против слишком воздушной фантазии. В любом случае, это единственное возможное объяснение, которое можно противопоставить тому, которое предполагает, что случайная трансформация аксолотля - это не реверсия, а попытка продвижения. Это последнее предположение, по моему мнению, должно быть отвергнуто на чисто теоретических основаниях теми, кто считает, что внезапная трансформация вида, связанная с адаптацией к новым условиям жизни, немыслима, — теми, кто рассматривает адаптацию не как внезапное действие магической силы, а как конечный результат длинного ряда естественных, хотя и незначительных и незаметных причин.

Если моя интерпретация фактов верна, возникают определенные последствия, о которых я могу здесь кратко упомянуть в заключение.

Во-первых, что касается более очевидных результатов. Если *Siredon Mexicanus*, Шоу, только путем случайной реверсии принимает форму амблистомы и никогда, или только в исключительных случаях, не размножается как таковой, а только как*Siredon*, то у более поздних систематиков нет оснований вычеркивать род *Siredon* и помещать *S. Mexicanus* как неразвитую форму в род *Amblystoma*. До тех пор, пока существует не один, а несколько видов*Siredon*, которые как таковые регулярно размножаются, род существует; и хотя мы не лишили бы систематиков всякой надежды на то, что эти виды *Siredon* однажды будут вновь подняты до *Amblystomae*, тем не менее, это лучше согласуется с реально существующим положением дел, если мы позволим роду*Siredon* оставаться, как и прежде, среди родов *Salamandrina*, и включить в него все те виды, которые, подобно парижской Аксолотль, *S. Mexicanus*, Шоу и, вероятно, также*S. Lichenoides*, Бэрд, лишь в исключительных случаях или в результате искусственного воздействия принимают форму амблистомы, но не размножаются регулярно в этом состоянии. С другой стороны, мы должны правильно отнести к роду *Amblystoma* все те виды, которые регулярно размножаются в этом состоянии и у которых перенибранхиальная стадия встречается только в виде личиночного состояния.

Принятие решения по отдельным случаям будет в основном касаться американских натуралистов, чья постоянно растущая активность может вселить в нас надежду на скорое более тщательное исследование размножения многочисленных видов*амблистомы* в их родной стране. Я был бы рад, если бы факты и аргументы, которые я здесь привел, дали толчок таким исследованиям.

Второе следствие, на которое я могу сослаться, носит чисто теоретический характер и касается следствия из "фундаментального биогенетического закона", впервые сформулированного Фрицем Мюллером и Геккелем. Это, как хорошо известно, состоит из следующего закона: — Онтогенез включает в себя филогенез, более или менее сжатый и более или менее измененный.

Итак, согласно этому закону, каждая ступень филетического развития, заменяемая более поздней, должна сохраняться в онтогенезе и, следовательно, должна проявляться в настоящее время как онтогенетическая стадия в развитии каждого индивида. Но моя интерпретация трансформации аксолотля, по-видимому, противоречит этому, поскольку аксолотль, который в прежний период был амблистомой, не сохранил ничего от последней в своем онтогенезе. Противоречие, однако, только кажущееся. До тех пор, пока мы имеем дело с реальным продвижением в развитии и, следовательно, с достижением новой ступени, которой никогда ранее не достигали, в онтогенезе будут обнаружены более старые стадии. Но это не тот случай,

когда новая стадия не является действительной новинкой, а ранее представляла собой конечную стадию индивидуального развития; или, другими словами, когда мы имеем дело с возвратом не отдельных особей, а вида как такового к предшествующей филетической стадии,*m.e.* с филетической дегенерацией вида. В этом случае прежняя конечная стадия онтогенеза была бы просто устранена, и тогда мы были бы способны распознать ее прежнее существование только по ее случайному появлению в реверсивной форме. Таким образом, при определенных условиях тритон опускается обратно на перенибранхиальную стадию; не таким образом, чтобы особь сначала становилась тритоном, а затем подвергалась перенибранхиальной повторной модификации, но просто, как я уже показал выше, оставаясь на стадии ихтиода и больше не достигая формы саламандры. Точно так же, согласно моей гипотезе, саламандра *Amblystoma Mexicanum*, ранее обитавшая на берегах Мексиканского озера, дегенерировала до перенибранхиальной стадии, и единственный след, который остается нам от ее прежнего статуса развития, - это тенденция, более или менее сохраняющаяся у каждой особи, снова подняться до стадии саламандры при благоприятных условиях.

Третье и последнее следствие, которое влечет за собой моя интерпретация фактов, - это изменение роли, которую играет реверсия в органической природе. В то время как атавистические формы до сих пор были известны только как отдельные и исключительные случаи, действительно интересные в высшей степени, но лишенные значения в ходе развития органической природы, теперь им должно быть придано реальное значение в этом последнем отношении.

Я могу предположить, что реверсия может быть эффективна для сохранения или воссоздания живой формы двумя способами. Во-первых, там, где, как у аксолотля, новая и органически более высокая форма становится несостоятельной из-за внешних воздействий, вместо того чтобы просто погибнуть — поскольку продвижение в другом направлении представляется невозможным, — происходит возврат вида к более древней и низкоорганизованной стадии. Во-вторых, от более старой филетической формы нельзя отказаться, пока на ее основе развивается более новая форма, но первая может чередоваться со второй, как мы видим в случае сезонно диморфных бабочек. Вряд ли можно возразить, если я рассматриваю чередование летней и зимней форм в данном случае как периодический возврат к филетически более старой (зимней) форме.

Хотя реверсия целого вида, такая, как, я полагаю, произошла с аксолотлем, может происходить редко, это определенно не относится к периодической или циклической реверсии; последняя играет очень важную роль в развитии различных форм переменного или циклического размножения.266

Постскриптум.

В предыдущей части этого эссе указывалось, что причины, которым я приписал превращение гипотетической *Amblystoma Mexicanum* в существующего аксолотля, мне не показались достаточными для полного объяснения этого явления. Во-первых, они показались мне слишком местными, поскольку с какой-либо уверенностью их можно было применить только к аксолотлям из озера мексиканской столицы, в то время как парижские аксолотли, полученные из других частей Мексики, все еще требовали объяснения. С другой стороны, эти причины не казались мне достаточно убедительными. Даже если впоследствии мы узнаем, что парижский

аксолотль также происходит из соленого озера, которое подвержено воздействию тех же ветров, что и Мексиканское озеро, мы все равно увидим в этой особенности озер лишь причину, затрудняющую личинке претерпеть метаморфозу и достичь подходящей новой среды обитания на суше. Невозможность сделать это или полное отсутствие такой среды обитания, однако, не является необходимым следствием.

Очевидно, было бы гораздо более убедительной поддержкой моей гипотезы, если бы можно было указать на некоторые физические условия местности, которые там исключали возможность существования амблистом.

Долгое время я действительно не мог обнаружить такие причины, и поэтому завершил предыдущую часть этого эссе и отправился в печать. Впоследствии, когда я жил в одной из самых высоких долин наших Альп в Верхнем Энгадине, мне случайно пришла в голову идея, которую я теперь без колебаний считаю правильной, после того как проверил ее на известных фактах.

Случается, что в Верхнем Энгадине обитают только такие земноводные, которые постоянно или, по крайней мере, часто прибегают к воде. Я нашел лягушек почти на высоте 7000 футов над уровнем моря и тритонов на высоте 6000 футов (Понтрезина и Верхний Самаден). С другой стороны, обитающая на суше горная саламандра,*S. Atra*,267 отсутствовала, хотя подходящие места обитания для этого вида были повсюду, и она нуждалась бы в пище так же мало, как и ее союзники водяные тритоны. Большая высота над уровнем моря также не является препятствием для его возникновения, поскольку время от времени оно поднимается на высоту 3000 метров (Фатио).268

Теперь хорошо известно, что атмосфера Верхнего Энгадина,269 как и атмосфера других высокогорных альпийских долин, окруженных обширными ледниками, часто бывает необычайно сухой в течение длительного периода времени, и это состояние, как мне кажется, объясняет, почему там отсутствует черная сухопутная саламандра,270 в то время как ее близкий к воде союзник встречается в большом количестве. Кожа голого земноводного обычно нуждается во влаге, иначе она высыхает, и существо лишается необходимого дыхательного аппарата и часто умирает так быстро, как если бы был удален какой-то важный внутренний орган. Обезглавленные лягушки долго прыгают, но лягушка, которая сбежала из оранжереи и одну ночь бродит в сухом воздухе помещения, на следующий день обнаруживается в каком-нибудь укромном уголке с сухой и пыльной кожей, наполовину мертвая, и, возможно, погибает в течение следующего дня, если ее оставить без влаги.

Все, что мы знаем о биологии Земноводных, согласуется с этим. Таким образом, все сухопутные саламандры южной Италии избегают жаркого и сухого летнего воздуха, зарываясь в землю, где они впадают в летний сон. Так обстоит дело с интересной *Salamandrina Perspicillata*,271 и с сухопутным сардинским тритоном, замечательным *Euproctus Rusconii*, Gené,272 (*Triton Platycephalus*, Schreiber). Что касается *Geotriton Fuscus*, я узнал от доктора Видерсхайма, который изучал условия жизни этого низшего европейского уроделана в его собственной среде обитания, что на Сардинии он спит непрерывно с июня до зимы; в то время как на побережье Специи и в Карраре, где он также встречается, он избегает летнего сна весьма своеобразным образом. Он использует многочисленные отверстия в известковых породах этого региона и на несколько месяцев в году становится пещерным жителем. Как только наступает сильная жара, часто в мае, он прячется в норы и снова появляется в ноябре во время влажной погоды. В этих

тайных норах он не засыпает, но бывает довольно активен, и его желудок, наполненный в основном скорпионами, показывает, что он успешно отправляется на поиски пищи; влажный воздух нор избавляет его от необходимости зарываться в землю.

В том же смысле, как мне кажется, следует понимать тот факт, что одинокий вид лягушек Верхнего Энгадина, *Rana Temporaria*,273 бурая травяная лягушка, гораздо чаще бывает у воды, чем на равнинах. Это правда, что я не могу найти замечаний на этот счет в превосходной работе Фатьо, уже упоминавшейся выше, и поэтому я вынужден прибегнуть к моим собственным наблюдениям, которые, хотя и часто повторяются, всегда продолжались лишь короткое время. Меня очень поразило то обстоятельство, что энгадинские лягушки в большом количестве появлялись в воде еще долго после сезона спаривания, который, по словам Фатио, длится самое большее до конца июня. В многочисленных водоемах вокруг Самадена я находил их в июле и августе, в то время как на равнинах они заходят в воду только во время размножения и ищут зимовки в грязи при первом появлении в этом сезоне. (Фатио, стр. 321.) Таким образом, в Энгадине они в какой-то мере переняли образ жизни водных лягушек, но это, конечно, не мешает им возвращаться в сырую погоду к своим старым привычкам и бродить по лугам и лесам.

После того, как эти соображения показали мне весьма вероятную причину отсутствия черной наземной саламандры в сухом воздухе Верхнего Энгадина, сразу возник вопрос, не может ли отсутствие амблистом на Мексиканском плато быть вызвано той же причиной, *m.e.* Не может ли такая сухость атмосферы преобладать и в этом регионе, так что амфибии или, по крайней мере, земноводные, похожие на саламандр, не могли долго существовать на суше. Высота над уровнем моря еще больше (7000-8000 футов), и тропическое солнце быстрее высушило бы все в стране, бедной водой.

Поскольку в то время у меня не было книг, которые могли бы просветить меня относительно метеорологических условий Мексики, я написал доктору В. Франциусу, который много лет жил в Центральной Америке и был знаком с климатом этого региона, и поинтересовался его мнением. Я получил ответ, что на высокогорных равнинах Мексики, несомненно, преобладает необычайная сухость атмосферы. “Основную причину сухости высокогорных равнин следует искать в географическом положении, конфигурации суши и физической структуре. Северо-восточный пассат гонит облака к горам, на вершинах которых они откладывают свою влагу, так что пар не переносится; пока дует северо-восточный пассат, ручьи, питающие реки, впадающие в Атлантический океан, обильно насыщаются водой, в то время как на западных склонах, и особенно на высоких равнинах, облака не дают осадков. Также во второй половине года, в течение нашего лета, так называемый сезон дождей приносит очень мало осадков274- немного по сравнению с более южными регионами, где сильные тропические грозы ежедневно заливают землю водой. Мексика расположена слишком севернее и не достигает зоны затишья, в пределах которой выпадают эти тропические дожди”.

Таким образом, в высокой степени сухости воздуха, сохраняющейся в течение всего года, я не сомневаюсь, что у нас есть главная причина, по которой амблистомы не встречаются на этих возвышенных равнинах; они просто не могут существовать и высохли бы, если бы попали туда, предполагая, что они не способны изменить свой образ жизни и перейти к воде. Таким образом, если в прежние времена амблистомы населялиМексику, то наступление существующих климатических условий оставило им только альтернативу - вымереть или снова вернуться к

водной жизни своих ихтиодных предков. О том, что это было*невозможно* напрямую — что форма амблистомы не могла стать водной без изменения структуры, свидетельствует тот факт, что даже в Мексиканском озере амблистома не встречается. Возвращение к водному существованию могло, как представляется, быть осуществлено только путем полного возврата к ихтиодной форме, что затем также имело место.

Но моя гипотеза о трансформации аксолотля требует не только доказательства того, что амблистомы не могут существовать в нынешних условиях в Мексике, но и дальнейшей демонстрации того, что в прежний период там преобладали другие условия, и они были такого характера, что делали возможным существование наземных саламандр.

Что касается моего вопроса, не могли бы мы, возможно, предположить, что в какой-то послеледниковый период условия атмосферной влажности на высокогорных равнинах Мексики существенно отличались от преобладающих в настоящее время, я вспомнил доктора В. Франциуса и процитированное выше наблюдение Гумбольдта,275 который обнаружил в окрестностях озера Тезенко (Мексика) отчетливые свидетельства гораздо более высокого прежнего уровня воды. “Все такие возвышенные равнины, несомненно, в прежний период представляли собой множество обширных водных бассейнов, которые постепенно заполнялись и до сих пор заполняются обломками. Испарение с таких больших поверхностей воды должно было в то время создать очень влажную атмосферу, благоприятную для растительности и приспособленную для жизни голых амфибий ”.

И с этой стороны моя гипотеза, таким образом, получает поддержку, и мы можем с некоторой уверенностью предположить, что в начале дилювиального периода276 в лесах, окружающих мексиканские озера, обитали амблистомы, которым, поскольку озера впоследствии становились все более и более пересыхающими, а воздух постоянно терял влагу, было все труднее существовать на суше. В конце концов они бы полностью вымерли, если бы снова не стали водными путем возврата к ихтиодной форме. Возможно, можно предположить, что вышеупомянутые физические условия — пустынные, покрытые соляной коркой берега — способствовали возникновению реверсии, затрудняя выход личинок из воды; но мы сможем с уверенностью судить об этом только тогда, когда с помощью эксперимента обнаружим причины, вызывающие реверсию у амфибий.

Дополнение.

Недавно я встретился с другим интересным сообщением о размножении амблистом коренных жителей Северной Америки. Профессор Спенс Ф. Бэрд из Вашингтона часто наблюдал за развитием из яйцеклетки различных видов, и особенно *Amblystoma Punctatum* и *A. Fasciatum*. Его наблюдения, по-видимому, еще не опубликованы, так что я не смог обнаружить никаких сведений о развитии*амблистомы* в существующей литературе.277 Я уполномочен извлечь следующие краткие сведения из письма, адресованного доктору В. Франциусу.

Чтобы отложить яйца, амблистомы опускаются в воду, где откладывают яйца, заключенные в желеобразную массу, но не более пятнадцати-двадцати штук вместе. Сферические яйца очень большие, возможно, четверть дюйма в диаметре. Вскоре они развиваются в*подобную*сиредону личинку, которая остается в таком состоянии несколько месяцев. Затем жабры сморщиваются, существо начинает ползать и постепенно проходит через различные трансформации до полной формы амблистомы.

Из этого сообщения следует, что амблистомы откладывают гораздо больше и гораздо меньше яиц, чем аксолотли, и что их развитие во всем напоминает развитие наших саламандр.

В заключение я могу упомянуть анатомический факт, который наиболее убедительно подтверждает мою точку зрения о том, что мексиканский аксолотль представляет собой реверсивную амблистому. Я узнал от доктора Видерсхайма, что аксолотль обладает “межчелюстной железой”, которая встречается у всех наземных амфибий. Этот орган, расположенный в межчелюстной полости, кажется, всякий раз, когда это происходит, производит нечто вроде птичьей извести, *m.e.* очень клейкий секрет, который служит для прикрепления добычи к быстро высовывающемуся языку. Хотя этот секрет, возможно, может выполнять и другую функцию, из отсутствия межчелюстной железы у всех исключительно водных амфибий следует, что он не имеет значения для питания в воде и неприменим к нему. Межчелюстная железа отсутствует у всех *Perennibranchiata* и *Derotremata*, которые до сих пор исследовал Видерсхайм, а именно. в *Menobranchus*, *протеи*, *сирены*, *Cryptobranchus*, *Amphiuma*, и *Menopoma*, которые действительно без полости, при котором железа расположена в *Salamandrina*, *m. e.* в *полости носа intermaxillare*.

Теперь у *саламандрины* железа появляется на ранней стадии. В хорошо развитом состоянии им обладают личинки обоих видов *тритонов* и *амблистомы*, где железистая структура действительно полностью заполняет *межчелюстную полость*.

Будь аксолотль видом с задержкой филетического развития, наличие железы, которая не встречается ни у каких других*Perennibranchiata*и которая используется только для жизни на суше, было бы совершенно необъяснимо.

Вопрос становится еще более загадочным из-за того факта, что железа, хотя и присутствует, довольно рудиментарна. В то время как у *саламандрины* вместительная межчелюстная полость полностью заполнена трубочками рассматриваемой железы, у аксолотля эта полость почти полностью заполнена плотно сплетенной соединительной тканью, в которой можно обнаружить лишь небольшое количество железистых трубочек - в крайней передней части и у основания непосредственно над межчелюстными зубами — эти трубочки в деталях своего гистологического строения совпадают с элементами той же железы у *саламандрид*.

Я привожу эти анатомические подробности из устного сообщения доктора Видерсхайма. Расширенная учетная запись впоследствии появится в другом месте.278

Объяснение этой рудиментарной межчелюстной железы у аксолотля представляется мне возможным только при предположении, что последняя является атавистической формой. С этой точки зрения очевидно, что железа, уже присутствующая у всех *личинок*Amblystoma*, должно быть, была перенята перенибранхиальной формой существующего аксолотля в результате реверсии гипотетической*Amblystoma Mexicanum“дилювиального периода”.279 Также легко понять, что этот орган со временем становился все более рудиментарным, поскольку он больше не используется в воде, и промежуток, таким образом, возникающий в ранее присутствовавшая *межчелюстная впадина* заполнилась бы соединительной тканью.

Пока немецкое издание этой работы выходило из печати, я получил, благодаря доброте моего друга доктора Эмиля Бессельса из Вашингтона, мексиканские мемуары о новом аксолотле,280 который даже в Мексике регулярно или, по крайней мере, во многих случаях, развивается в форму амблистомы.

Факты вкратце таковы: — Небольшое озеро Санта-Исабель находится в нескольких часах езды от столицы Мексики. В этом озере обитает вид аксолотля, который до сих пор оставался неизвестным и был описан сеньором Веласко как*Siredon Tigrinus*. Этот вид действительно размножается в состоянии аксолотля, но во многих случаях он трансформируется в амблистому и выходит на сушу. Хотя размножения в состоянии амблистомы не наблюдалось, вряд ли можно сомневаться, что она также размножается в этой форме.

На первый взгляд эти факты, по-видимому, опровергают мою гипотезу о том, что чрезвычайная сухость воздуха Мексиканского плато исключает существование наземных амфибий. Тем не менее я не отказываюсь от этой гипотезы ради первой, поскольку более тщательное изучение данных, представленных Веласко, скорее подтверждает, чем опровергает мое предположение.

Веласко недвусмысленно подтверждает утверждение, что аксолотль, известный до сих пор из большого мексиканского озера, которое никогда не пересыхает (озера Сочимилько и Чалко), встречается в своей естественной среде обитания только в *сиредонской* форме, *m.e.* как *Siredon Humboldtii*. По словам Веласко, причину частого предположения о форме амблистомы у нового *Siredon Tigrinus*следует искать в местных условиях жизни этого вида. Озеро Санта-Исабель неглубокое, его наибольшая глубина составляет три метра, и оно подвержено периодическому пересыханию, которое настолько полное, что в нескольких местах по нему можно пройти в сухой обуви. Следовательно, этот вид должен был бы давно вымереть, если бы он не был способен периодически приспосабливаться к наземной жизни. Теперь оно могло бы превратиться в наземную амфибию — как заметил сеньор Веласко — на разных стадиях роста; и действительно, этот автор считает, что “Создатель вложил в это существо инстинкт”, который позволяет ему всегда претерпевать метаморфозы в нужное время.

Это последнее предположение может быть принято или не принято как правильное, но многое установлено, а именно. что многочисленные особи этого вида выходят на сушу и остаются там в течение многих месяцев.

Но содержит ли это доказательство того, что животные, похожие на саламандр, действительно способны вести наземный образ жизни в Мексике — что сухой воздух полезен для них или, по крайней мере, переносим? Мне так не кажется, но скорее все, что было сообщено об этой амблистоме сеньором Веласко, показывает, что это животное, собственно говоря, не живет на суше, как североамериканские амблистомы или как наши сухопутные саламандры, но что *оно впадает в летний сон, продолжающийся только в период засухи*. Эти амблистомы были замечены, когда они покидали высохшее озеро ночью, чтобы найти какое-нибудь влажное укромное место по соседству, где они могли бы оставаться скрытыми. Они известны только в деревнях, расположенных недалеко от озера, и были замечены там на свободе только тогда, когда они направлялись от озера к месту своего укрытия. В других случаях их находили в основном в земле, зарытыми под стенами, тротуаром рыночной площади и т. Д. Прокладывая железнодорожную ветку, рабочий обнаружил в земле целое гнездо из двенадцати амблистом, лежащих близко друг к другу. Все это не просто тайники, которые можно покинуть в любой момент; скорее всего, у нас здесь есть убежища на все время периода засухи, и что они будут покинуты только тогда, когда вода сезона дождей проникнет в почву. Я сам не в том положении, чтобы исследовать эти предположения более тщательно, но это мог бы сделать сеньор Веласко, который живет в Мексике, и наука была бы ему очень обязана, если бы он как можно точнее изучил привычки и условия жизни этого и других видов мексиканских аксолотлей. К

сожалению, этот джентльмен, как представляется, видел только французские публикации о трансформации аксолотля и поэтому не мог задавать себе вопросы, вытекающие из моей концепции фактов; в противном случае многие из его наблюдений привели бы к более определенным результатам. Приведенный выше вывод, однако, может быть дополнительно подтвержден данными сеньора Веласко.

Действительно, можно было бы настаивать на том, что и у нас сухопутные саламандры прячутся во влажных местах в сухую погоду и часто прячутся, как в Мексике, в норах, скоплением до десяти человек вместе; но у нас они время от времени покидают свое убежище и отправляются на поиски пищи. Сеньор Веласко ничего не упоминает по этому поводу. Что особенно поразило меня, так это заявление о том, что мексиканские амблистомы *также водятся в воде*.281 Когда озеро Санта-Исабель осушается, рыбаки растягивают большие сети поперек выходных каналов, и в них они находят не только обычных аксолотлей, но и некоторых "*sin aretes*", которых они также называют "*мочос*", *то есть* безрогих аксолотлей, потому что у них нет жабр, но они уже достигли стадии амблистомы. Наши сухопутные саламандры живут в воде только в виде личинок, но они также любят влагу и нуждаются в ней. В воду входит только самка, когда она хочет отложить детенышей (яйца со взрослыми личинками), и то только на краю неглубоких заводей или небольших ручьев. Таким образом, мексиканская амблистома гораздо больше напоминает по своим повадкам наших водных саламандр (тритонов), которые остаются в воде, по крайней мере, в течение всего периода размножения. Они также позже покидают воду и, подобно сухопутным саламандрам, ищут укрытия в земле. Они имеют эту привычку также в тех районах, где очень сухая атмосфера; и особенно в Энгадине, где мне впервые пришла в голову мысль принять во внимание сухость воздуха, я обнаружил в заводях в конце августа и начале сентября только личинок тритонов. Следовательно, более древние амфибии должны были находиться на суше, предположительно в местах своего зимнего укрытия.

Из того, что мы до сих пор узнали от сеньора Веласко, образ жизни *Amblystoma Tigrinum* должен напоминать образ жизни наших тритонов, хотя по строению он напоминает сухопутную саламандру. Таким образом, я бы предложил следующее объяснение известных в настоящее время фактов: — Из-за периодического высыхания озера Санта-Исабель, *Сиредон Тигриный* был бы снова вынужден подвергнуться метаморфозе. Было ли это ранее полностью отброшено, или это всегда происходило у одиночных особей, почти несущественно; в любом случае привычка к метаморфозу должна была быть очень быстро приобретена путем естественного отбора и должна была снова стать всеобщей, если эта способность присутствовала только у вида, хотя и латентно. Из-за сухости воздуха амблистомы, выбравшиеся на сушу, были бы вынуждены немедленно зарыться в землю и оставаться в спячке до возобновления сезона дождей, когда они поспешили бы обратно в воду и жили бы там как разновидность тритона.

Теперь можно было бы задаться вопросом, почему виды, обитающие в большом мексиканском озере, также не перешли к такому образу жизни. На это можно просто ответить, что вода в этом озере никогда не пересыхает, и что аксолотли, таким образом, никогда не были поставлены перед альтернативой подвергнуться метаморфозе или погибнуть. Следовательно, если бы условия существования в воде были более благоприятными, чем на суше, тенденция к отказу от метаморфоза усиливалась бы от поколения к поколению, и в конечном итоге проявилось бы поведение, наблюдаемое в настоящее время,*т.е.* размножение происходило бы исключительно в состоянии аксолотля. Как уже упоминалось выше, последние наблюдения Веласко дают дополнительное подтверждение тому, что аксолотль из большого озера никогда

не встречается в состоянии амблистомы, “хотя его (аксолотля) ежедневно привозят из Мексики на рынок в течение всего года”. Однако я не стал бы рассматривать это как опровержение моей точки зрения, если бы длительное исследование показало, что этот вид также (*Siredon Humboldtii*) иногда развивался в амблистому; напротив, меня нисколько не удивило бы, если бы подобные случаи реверсии произошли в Мексике, а также в Европе. Тот факт, что огромное большинство земноводных размножается в состоянии аксолотля, не был бы этим затронут и все равно потребовал бы объяснения: я все еще склонен видеть это в сухости воздуха высокогорных равнин, который так неблагоприятно приспособлен для жизни, протекающей исключительно на суше.

IV.
О МЕХАНИЧЕСКОЙ КОНЦЕПЦИИ ПРИРОДЫ.

Введение.

В первом из трех предыдущих очерков была предпринята попытка решить вопрос, могут ли преобразования данного комплекса признаков в определенной систематической группе быть полностью объяснены исключительно с помощью дарвиновских принципов. Была предпринята попытка проследить происхождение маркировки и окраски гусениц сфинкса от индивидуальной изменчивости, влияния окружающей среды и законов корреляции, действующих внутри организма. Эти принципы, применяемые к происхождению определенного, хотя и узко ограниченного диапазона форм, были проверены для того, чтобы увидеть, достаточны ли они сами по себе для объяснения трансформации форм.

Оказалось, что это, безусловно, так. Во всех случаях или, по крайней мере, там, где были доступны факты, необходимые для получения полного представления, трансформации можно было проследить до этих известных факторов; не оставалось никаких необъяснимых остаточных явлений, и поэтому у нас не было оснований для вывода о существовании какой-то все еще неизвестной модифицирующей причины, скрытой в организме. В этой области маркировки и окраски гусениц предположение о филетической жизненной силе пришлось отбросить, как излишнее для объяснения фактов.

Во втором эссе была предпринята следующая попытка со ссылкой на двойные отношения форм, представленные для наблюдения у метаморфических насекомых, сделать выводы относительно причин трансформаций. Здесь выяснилось, что форма и кровное родство не всегда совпадают, поскольку личинки вида, рода или семейства и т. Д. Могут демонстрировать совершенно иные формы родства, чем они себе представляли. Одни только эти факты очень решительно свидетельствовали против существования внутренней способности к развитию, так что последнюю также пришлось отбросить методом исключения, поскольку наблюдаемые несоответствия, а также соответствия форм-отношений находили достаточное объяснение в действии окружающей среды на организм.

Таким образом, это исследование также привело к отрицанию филетической жизненной силы.

В третьем эссе я, наконец, попытался доказать, что единственный случай трансформации одного вида в другой, в настоящее время фактически наблюдаемый282, не мог без дополнительных доказательств быть истолкован как результат действия филетической жизненной силы, но что более вероятно, что мы имели здесь только кажущийся случай нового образования, которое на самом деле было всего лишь возвратом к стадии, существовавшей ранее.

Если это последнее исследование устраняет единственное определенное наблюдение, которое могло быть приведено в пользу гипотезы о филетической жизненной силе, то и два предыдущих очерка показывают, что от этой гипотезы, по крайней мере в случае насекомых, следует отказаться как от неадекватной.

Теперь возникает вопрос, может ли этот вывод, основанный на таком ограниченном круге исследований, быть применен и к другим группам органического мира без дополнительных доказательств.

Сторонники принципа органического развития будут отрицать это в каждом отдельном случае и будут требовать особых доказательств для каждой группы организмов; я, однако, считаю эту позицию неверной. Здесь, если вообще где-либо, мне кажется оправданным применять выводы индуктивно от частных случаев к общим, поскольку я вообще не могу понять, почему сила такого выдающегося и фундаментального значения, как филетическая жизненная сила, должна проявлять свою активность, ограниченную отдельными группами в органическом мире. Если такая сила существует, она должна быть движущей причиной органического развития в целом и должна быть одинаково необходима в каждой части творения, поскольку без нее не могло бы произойти никакого прогресса. В этом случае, однако, сила была бы узнаваема и доказуема в каждой точке; явления нигде не должны противоречить ее признанию и ни в коем случае не должны быть объяснимы или постижимы без нее. Те же законы и силы, которые вызвали развитие одной группы форм, должны лежать в основе развития всего органического мира.

Поэтому я считаю, что мы правы, применяя ко всему живому миру результаты, полученные при исследовании насекомых, и, таким образом, отрицая существование врожденной метафизической силы развития.

Существует, однако, совершенно иной метод, который приводит к тем же результатам и к предварительному, если не полному и окончательному отказу от такого принципа; *признание этой силы прямо противоречит законам естествознания*, которые запрещают предполагать наличие *неизвестных* сил до тех пор, пока не будет доказано, что *известных* сил недостаточно для объяснения явлений. Сейчас никто не будет утверждать, что это в любом случае доказано; проверка применения известных факторов трансформации только началась, и где бы она ни проводилась, они оказались достаточными в качестве причинных сил. Таким образом, даже без предшествующих специальных исследований мы должны были бы отрицать филетическую жизненную силу; тем более что ее признание чревато величайшими последствиями, поскольку оно предполагает отказ от возможности постижения органического мира. Исходя из этого предположения, мы должны были бы сразу же отрезать себя от всякого возможного механического объяснения органической природы, *то есть* от всякого объяснения, соответствующего закону. Но это означает не что иное, как отказ от всякого дальнейшего

исследования; ибо что такое исследование в естествознании, как не попытку указать на механизм, посредством которого возникают явления мира? Там, где этот механизм прекращается, наука больше невозможна, и только трансцендентальная философия имеет право голоса.

Эта концепция очень точно отражает известное решение Канта: “Поскольку мы ни в коем случае не можем знать *априори*, до какой степени механизм Природы служит средством для достижения каждой конечной цели в последней или насколько далеко простирается возможное для нас механическое объяснение”, естествознание должно повсюду, насколько это возможно, продвигать попытки механического объяснения. С этой обязанностью естествознания согласятся даже те, кто придает большое значение необходимости принятия конструктивного принципа. Так, Карл Эрнст фон Бер утверждает, что мы не имеем права “утверждать об отдельных процессах Природы, даже когда они очевидно приводят к определенному результату, что какой-то Разум создал их намеренно. Натуралист всегда должен начинать с деталей, а затем может задаться вопросом, приводит ли совокупность деталей его к общей и окончательной основе намеренного замысла”.283

Но даже если только на этих основаниях мы лишены возможности предположить существование направляющей силы, *т.е.* филетической жизненной силы, для объяснения подробных явлений, и в то же время лишены возможности прийти к физическому или механическому объяснению, что равносильно ни много ни мало отказу от научной позиции, — конечно, нельзя утверждать, что развитие органического мира уже понимается как механический процесс. Мы скорее соглашаемся с убеждением, что процессы как органической, так и неорганической природы зависят, скорее всего, от чисто причинных сил, и что поэтому не следует отказываться от попытки отнести их к механическим принципам. Нет никаких оснований для отказа от возможности механического объяснения, и поэтому натуралист *не* должен отказываться от этой возможности; по этой причине ему нельзя позволить предполагать филетическую силу до тех пор, пока не будет продемонстрировано, что явления никогда не могут быть поняты без такого предположения.

Не может быть выдвинуто возражение, что даже для объяснения индивидуальной жизни давным-давно допускалась жизненная сила, поскольку тогда не было под рукой достаточного материала, позволяющего проследить происхождение явлений жизни до физических сил. Теперь уже не подлежит сомнению, что это предположение было бесполезной ошибкой — ложным методом — в то время, когда оно было сделано, безусловно, очень простительным, поскольку аспект вопроса тогда, из-за несовершенной базы фактов, сильно отличался от нынешнего аналогичного вопроса о причинах развития производных. Таким образом, хотя сейчас легко доказать ошибочность этого предположения, в прежнем смысле оно было правильным, поскольку соответствовало существующему уровню знаний. В то время едва ли существовал один из многочисленных мостов, которые сейчас соединяют неорганическую природу с органической, так что предположение о том, что жизнь зависит от сил, которые не существуют вне живых существ, было достаточно близким.

В любом случае философов того периода нельзя обвинять в том, что они заполняли пробелы в существующих знаниях неизвестными силами и таким образом стремились создать законченную систему. Задача философии отличается от задачи естествознания; первая на

каждом этапе стремится создать полностью законченное представление о вселенной в соответствии с существующим уровнем знаний. Естествознание, с другой стороны, заинтересовано только в накоплении этих знаний; поэтому ей не нужно всегда доводить дело до конца и, более того, она никогда не сможет завершить свой отчет, поскольку она никогда не будет в состоянии решить все проблемы.284 Но наука не должна по этой причине объявлять какой-либо вопрос неразрешимым просто потому, что он еще не был полностью решен; однако это она делает, как только отказывается от возможности механического объяснения, прибегая к помощи метафизического принципа.

То, что это правильный способ научного исследования, видно по отказу от (онтогенетической) жизненной силы. Последнее больше никем не признается теперь, когда мы перешли от простых умозрительных рассуждений к исследованию процессов Природы; тем не менее его несуществование не было продемонстрировано, и мы все еще не в состоянии доказать, что все явления жизни должны быть сведены к чисто физико-химическим процессам, не говоря уже о том, что мы действительно способны таким образом их проследить. Фон Бер также утверждает, “что упразднение жизненной силы является важным достижением; это сведение явлений жизни к физико-химическим процессам, хотя в них действительно все еще есть много пробелов”. Он указывает на то, как далеко мы все еще далеки от того, чтобы свести к физическим причинам процессы, посредством которых оплодотворенный желток яйца превращается в цыпленка.

Почему же тогда у всех нас есть убеждение, что такое полное сокращение со временем станет возможным, или, если не это, то что развитие индивида полностью зависит от тех же сил, которые действуют вне организма? По какой причине мы отвергли “жизненную силу”?

Просто потому, что мы не видим причин предполагать, что известных сил недостаточно для объяснения явлений, и потому, что мы не вправе допускать направляющие силы до тех пор, пока у нас есть хоть какая-то надежда когда-нибудь дать механическое объяснение.

Но если не только допустимо, но даже необходимо объяснять *онтогенетическую* жизненную силу известными силами и начинать указывать на механизм, который производит индивидуальную жизнь, почему бы в равной степени не отказаться от предположения о *филетической* жизненной силе, которая подавляет любое более глубокое исследование, и попытаться указать, что и здесь взаимодействие механических сил привело к многочисленным и удивительным явлениям органического мира?

Отказ от старой жизненной силы, несомненно, был непосредственным следствием приобретения новых фактов - знания о том, что те же соединения, из которых состоят органические тела, могут быть получены и без последних. Это открытие, сделанное Велером и его последователями, показало, что органические продукты могут быть приготовлены искусственным путем.285 Короче говоря, упадок жизненной силы произошел из-за знания того, что по крайней мере одна часть жизненных процессов управляется известными силами.

Но разве в области развития органического мира у нас нет совершенно аналогичных доказательств действенности известных сил? Разве *изменчивость* всех типов форм не является фактом? и не должно ли это под действием естественного отбора и наследственности приводить к постоянным изменениям? Разве проблема объяснения подчиненности всех органических форм закону как *результата*, не прибегая к его помощи в качестве *принципа*, не

была таким образом успешно решена? Верно, что мы непосредственно не наблюдали процесс естественного отбора от начала до конца; также никто непосредственно не наблюдал способ, которым тепло животного тела вырабатывается процессами горения, происходящими в крови и тканях; тем не менее, в это верят как в несомненность, и “жизненная сила” не вызывается.

Вышеупомянутые дарвиновские принципы трансмутации, безусловно, не являются простыми силами природы, подобными тем, которые лежат в основе развития индивида,*т.е.* химико-физическими силами, и нельзя сказать *априори*, не скрывается ли в одном из этих принципов - возможно, в изменчивости или корреляции — какой—либо метафизический принцип в дополнение к физическим силам. Фактически, недавно Эдвард фон Хартманн утверждал286, что теория отбора не является механическим объяснением, поскольку она объединяет силы, которые являются лишь частично механическими и частично директивными.

Следовательно, необходимо затем исследовать, является ли это утверждение обоснованным.

I.
Являются ли принципы Теории отбора механическими?

Эдвард фон Хартманн может справедливо утверждать, что его взгляды должны быть рассмотрены и проверены натуралистами.287 Его было бы правильно причислить к тем философам, которые подошли к этому вопросу с многосторонней научной подготовкой. Тем не менее, в его случае можно понять, насколько трудно и даже невозможно оценить истинную ценность фактов, полученных в результате исследования природы, когда мы пытаемся использовать только сами результаты, не практикуясь в методах, с помощью которых они достигаются, *т.е.* не будучи полностью уверенными в одном из научных предметов, затронутых собственными исследованиями. Мне кажется, что отрицание чисто механической ценности дарвиновских факторов трансформации проистекает по большей части из ошибочной классификации научных фактов, с которыми нам приходится иметь дело. Безусловно, не может быть ошибки в том, что вся философская концепция вселенной, изложенная фон Гартманом в его “Философии бессознательного”, неблагоприятна для непредвзятой оценки научных фактов и их механической оценки.

Изменчивость, наследственность и, прежде всего, корреляция не рассматривались бы фон Гартманом как чисто механические принципы, но он принял бы в них метафизический руководящий принцип.

Прежде всего, что касается изменчивости, фон Гартман пытается показать, что только совершенно неограниченной изменчивости достаточно для объяснения необходимых и полезных приспособлений посредством отбора и борьбы за существование. Но этого не существует — вариация скорее происходит только в фиксированном направлении (в смысле Аскенасия), и это не может быть ничем иным, как выражением врожденного закона развития, *т.е.* филетической жизненной силы.

Этот вывод представляется мне ошибочным в двух отношениях. Во-первых, неверно, что совершенно неограниченная изменчивость является постулатом теории отбора, и, во-вторых, признание изменчивости, которая в определенном смысле “фиксирована по направлению”, не требует допущения филетической жизненной силы.

Простая неурегулированная изменчивость, однородная во всех возможных направлениях, необходима, согласно фон Гартману, для теории отбора, потому что только тогда изменчивость дает определенную гарантию, “что при данных условиях жизни не будет недостатка в вариациях, необходимых для полной адаптации”. Но при этом упускается из виду, что новые условия жизни, к которым должна иметь место адаптация, так же мало фиксированы и неизменны, как и сам организм. В таком случае трансформации мы имеем дело не с типом организации, которыйпрежде был фиксированным и неизменным и который приходится втискивать в новые условия жизни, как в форму. Адаптация не односторонняя, а взаимная; вид в какой-то мере выбирает свои новые условия жизни, соответствующие тем, которые возможны для его организации,*m.e.* с реально происходящими вариациями. Я выберу пример, который даже фон Гартман признает объяснимым только естественным отбором, а именно случай мимикрии.

Предположим, что среди южноамериканских*Heliconiidae* существовал вид *Pieris*, который не имел сходства с этими охраняемыми бабочками ни по форме, ни по отметинам, ни по окраске; кто может отрицать, что для этого вида было бы наиболее полезно приобрести форму и окраску геликониды и таким образом, перейдя к новым условиям жизни, избежать преследований своих врагов? Но если физическая природа рассматриваемой пиериды исключает возникновение геликоноидных вариаций, приведет ли эта неспособность адаптироваться к этим новым условиям к необходимости вымирания вида? Разве нельзя было обеспечить его существование каким-либо другим способом? разве уничтожение многочисленных особей врагами не могло быть компенсировано повышением рождаемости? не говоря уже о многочисленных других средствах, с помощью которых можно было бы увеличить число выживших особей и обеспечить существование вида. Этот случай выбран не случайно; в районах, где *встречаются*Heliconiidae, на самом деле имеется большое количество белых, которые не обладают защитной окраской бывшего семейства тошнотворных. Следовательно, при принятии этих новых условий жизни нам приходится иметь дело не с выживанием или истреблением, а только с улучшением. Не каждый вид “Белых” может стать адаптированным к этим условиям, потому что не каждый вид дает начало необходимым цветовым вариациям; те, которые дают, становятся таким образом модифицированными, потому что таким образом они лучше защищены, чем раньше. И так повсюду; везде, где мы находим защищенных насекомых, пользующихся иммунитетом от врагов, мы видим также имитаторов, иногда только одиночных, иногда нескольких, и обычно из очень разнообразных групп насекомых, в соответствии с общим сходством, существовавшим до начала процесса адаптации, и вариациями, ставшими возможными благодаря физической природе соответствующего вида.

В первом очерке второй части этой работы было показано, что у некоторых личинок чешуекрылых в настоящее время все еще продолжается процесс адаптации, который зависит от того факта, что, хотя молодая гусеница очень хорошо защищена зеленым цветом своего тела, этого цвета становится недостаточно, чтобы скрыть насекомое, как только оно превышает лист по размеру. Все такие гусеницы — а существует целый ряд видов, — по мере увеличения размеров приобретают привычку днем прятаться на земле и питаться только ночью. Таким

образом, вводятся новые условия жизни, и они даже являются обязательными,*то есть* от них нельзя отказаться, не подвергая риску существование вида. Теперь, в соответствии с этими новыми условиями, некоторые особи этих видов утратили зеленую окраску молодых стадий и приобрели коричневую окраску темного окружения насекомых, которые прячутся днем. У одних видов это изменение в настоящее время произошло почти у всех особей, у других - только у большей или меньшей их части. Теперь предположим, что среди этих видов был один, физическая природа которого не допускала образования коричневых оттенков цвета, погибнет ли этот вид по этой причине? Разве невозможно представить, что недостаток цветовой адаптации может быть компенсирован лучшей маскировкой, *то есть* зарыванием в землю, или большей плодовитостью вида, или развитием предупреждающих сигналов — предполагая, что вид неприятен на вкус, — или, наконец, приобретением устрашающей маркировки? Другими словами, не могла бы сама гусеница изменить новое условие жизни — быть скрытой днем — в соответствии с изменениями, возможными благодаря ее физической природе?

На самом деле у одного из этих видов зеленый цвет остается неизменным, несмотря на изменившийся образ жизни, и этот вид, где бы он ни встречался, несмотря на преследования энтомологов, всегда обычен (*Deilephila Hippophaës*); однако он прячется лучше и глубже, чем другие виды, которые, подобно *Sphinx Convolvuli*, трудно обнаружить из-за их коричневого цвета. У другого вида яркая желтовато-зеленая окраска также сохраняется у большинства особей, но этот вид днем зарывается в рыхлую почву (*Acherontia Atropos*).

На это можно возразить, что существуют также принудительные изменения в условиях жизни, от которых вид не может отказаться сам, но при которых обязательно должна последовать адаптация, иначе имело бы место истребление.

Такие обязательные условия жизни, несомненно, существуют, и действительно, нет сомнений в том, что многие живые формы погибли из-за того, что не претерпели трансформации. Однако я полагаю, что такие состояния возникают гораздо реже, чем можно предположить на первый взгляд. Как правило, альтернатива немедленного изменения или истребления предлагается только такими изменениями в условиях жизни, которые происходят очень быстро. Внезапное появление нового и доминирующего врага, такого как человек, уже привело к вымиранию дронта (*Didus ineptus*), стеллеровой морской коровы (*Rhytina Stelleri*) и других позвоночных животных и постоянно приводит к истреблению многих других видов различных классов. Когда в Америке ежегодно уничтожаются сотни тысяч акров первобытных лесов, условия жизни многочисленной фауны и флоры должны быть, таким образом, внезапно изменены, не оставляя иного выбора, кроме уничтожения.

Однако такие резкие изменения условий жизни происходят в природе, но редко, если только не вызваны человеком, и, следовательно, должны были очень редко происходить в прежние эпохи истории земли. Даже климатические изменения, которые мы могли бы сначала рассматривать как имеющие этот характер и которые вызывают модификацию в одном определенном направлении, всегда происходят настолько постепенно, что у вида есть время либо приспособиться к условиям в том или ином направлении, в соответствии с возможными вариациями его физической природы, либо эмигрировать.

Таким образом, мне кажется ошибочным предполагать, что изменчивость должна быть “просто неопределенной”, чтобы выполнить свою роль в дарвиновской теории отбора, и ее "неограниченность” также представляется мне столь же малозначимой для этой цели. Фон

Хартманн воображает, что только неограниченная изменчивость дает гарантию того, что любой тип, в какой бы степени он ни отклонялся от своей исходной точки, будет достигнут дарвиновским методом постепенной трансмутации посредством отбора и борьбы за существование.

Но кто когда-либо утверждал, что *любой* тип может быть доступен из любой точки? Или, если кто-то сказал подобную чушь, кто может доказать, что ее признание необходимо для теории отбора? Нигде в системе мы не видим никаких точек опоры для такого предположения. Но когда фон Гартман воображает, что "неограниченная" изменчивость, которую он постулирует для Дарвина, "сама по себе безгранична, пределы ее отклонения в заданном направлении находятся не в ней самой, а только во внешних препятствиях", он понимает изменчивость как нечто независимое от животного организма и некоторым образом дополняемое им, а не просто выражение колебаний в типе организма. Если, однако, мы понимаем изменчивость в этом последнем, истинно научном смысле, то она никоим образом не является "количественно неограниченной", и ее пределы даже не определяются *внешними* воздействиями, а, по существу, *внутренними* воздействиями, *т.е.* лежащей в основе физической природой организма. Дарвин действительно уже показал это самым прекрасным образом в своих исследованиях о соотношениях органов и систем органов тела. Используя метафору, силы, действующие внутри тела, находятся в равновесии; если изменяется один орган, это вызывает нарушение сил, и равновесие должно быть восстановлено изменениями в других частях, а это снова влечет за собой другие модификации, и так далее. В этом заключается причина, по которой первичное изменение не может превышать определенной величины, если восстановление равновесия не должно быть совершенно невозможным. Это всего лишь метафора, и я не хочу утверждать, что в настоящее время мы в состоянии сформулировать и математически продемонстрировать для любого конкретного случая, насколько сильно орган может измениться у любого вида, прежде чем произойдет нарушение внутренней гармонии организма. Но мне кажется, что такая невозможность демонстрации не дает достаточного основания рассматривать изменчивость как выражение направляющей силы — как "врожденную тенденцию к вариациям, подчиняющуюся закону".288 Напротив, мне легко представить, что мы очень медленно учимся анализировать процессы природы в деталях из-за их необходимой сложности. Таким образом, мне кажется совершенно бесполезным, когда в этом смысле Виганд использует возражение, что "крыжовник не подвергался никакому увеличению с 1852 года, хотя непонятно, почему он не достиг размеров тыквы, если изменчивость не была внутренне ограничена". Вполне возможно, что в настоящее время это "непостижимо"; тем не менее, это не оправдывает нас в создании гипотетической "силы изменения", которая не допускает, чтобы крыжовник превосходил тыкву по размеру. Мы вынуждены утверждать, что именно действие и противодействие известных сил устанавливает предел разрастанию этого плода.

В более простых примерах причины таких ограничений роста могут быть хорошо поняты. Прошло несколько десятилетий с тех пор, как Лейкарт доказал, насколько точно соотношение объема и поверхности соответствует степени организации животного. У животных сферической формы поверхности вполне достаточно для дыхания, при условии, что они имеют микроскопический размер. Но такой организм не может увеличиваться по своему желанию, потому что соотношение поверхности к объему стало бы совершенно иным. Поверхность увеличивается в виде квадрата, в то время как объем увеличивается в виде куба, так что очень скоро поверхности более быстро увеличивающейся массы тела может уже не хватать для

дыхания.289 Такого рода ограничения никоим образом не эквивалентны тем чисто внешним, которые, например, проявляются таким образом, что препятствуют неограниченному удлинению рулевых перьев Райской птицы. В этом случае слишком длинные перья препятствовали бы полету, и такие особи, соответственно, были бы уничтожены естественным отбором. Причина в первом случае чисто внутренняя, зависящая от равновесия сил, управляющих организмом.

Фон Хартманн полностью прав, когда утверждает, что изменчивость не является ни качественно, ни количественно неограниченной. В обоих смыслах это ограничено (как по направлению, так и по количеству) физико-химическими силами, действующими некоторым противоположным образом в каждом конкретном организме — физической природой каждой живой формы. Однако он ошибается как в том, что делает абсолютную неограниченность необходимым постулатом теории отбора, так и в том, что выводит существование руководящего принципа из того ограничения изменчивости, которое, безусловно, присутствует. “Тенденции к вариации”, однако, существуют, но не в смысле направляющей силы, а как выражения различных физических конституций видов, которые неизбежно вызывают неодинаковую реакцию на одни и те же внешние воздействия, что будет более четко доказано ниже.290

Это, конечно, модификация первоначального предположения Дарвина о неограниченной изменчивости, не ограниченной по направлению; но позже сам Дарвин согласился с мнением, что качество вариаций в основном определяется природой организма.291

Теперь я перехожу к рассмотрению второго фактора теории отбора — наследственности. Это также, согласно фон Гартману, не механический принцип. Сам Дарвин теперь убедился, насколько велика вероятность сохранения в наследстве модификаций, которые, будь то слабо или сильно выраженные, появляются*только у отдельных особей*, *т.е.* тех так называемых “случайных” вариаций, которые не являются выражением руководящего принципа развития. “Но поскольку среди бесчисленного множества возможных направлений неопределенной изменчивости полезные модификации могут происходить только в единичных случаях, Дарвин этим дополнительным признанием сам отказался от недопустимого допущения своей теории отбора”, и так далее. Следовательно, следует предположить ”регулярную, преднамеренную тенденцию к вариации, действующую изнутри и одновременно затрагивающую большое количество индивидуумов“, "чтобы обеспечить само по себе маловероятное наследование”.

Но даже из неограниченной изменчивости, установленной автором, никоим образом не следует, что полезные вариации могут возникать только у отдельных особей. Во всей категории*количественных* вариаций всегда имеет место обратное. Имеет ли значение удлинение какой-либо части тела; таким образом, большое количество особей всегда обладало бы полезной вариацией, поскольку мы имеем дело не с *абсолютным* увеличением, а только с тем фактом, что соответствующая часть тела длиннее, чем у других особей.292

Но если принять во внимание *качественные* вариации, можно спросить, не заходит ли "дополнительное допущение” Дарвина слишком далеко. Такие расчеты, подобные тем, которые приводит Дарвин из статьи в *North British Review* от марта 1867 г., чрезвычайно обманчивы, поскольку у нас нет средств измерить степень защиты, обеспечиваемую полезной вариацией, и поэтому мы вряд ли можем с какой-либо уверенностью вычислить, у какого большого процента

особей изменение должно произойти одновременно, чтобы иметь шанс быть переданным следующему поколению. Если бы наш скальный голубь мог существовать в полярном климате и если бы у нас была возможность постепенно, но не внезапно, завезти его в эти регионы в диком виде, кто может сомневаться, что он приобрел бы белую окраску всех полярных животных? Тем не менее, среди диких скальных голубей белые разновидности встречаются не чаще, чем среди ласточек, ворон или сороек. Или белый окрас полярных животных, желтый окрас пустынных видов и зеленый окрас форм, часто посещающих листья, всегда следует относить к “регулярной, продуманной, фиксированной тенденции к вариациям, действующей изнутри” и заставляющей “большое количество особей” изменяться сходным образом?

Однако в вышесказанном есть доля истины; вариации, которые встречаются поодиночке, имеют лишь мало шансов стать преобладающими признаками, и это, очевидно, то, что признает Дарвин. Но это ни в коем случае не равносильно предположению, что только те вариации, которые изначально возникают у множества индивидуумов, имеют шанс на сохранение. Давайте придерживаться фактов. У нас нет ни малейших оснований ни рассматривать белую окраску полярных животныхкак прямое действие холода, ни считать, что зеленая окраска гусениц, живущих в листве, зависит от прямого действия, возникающего из привычки отдыхать на листьях;293 оба эти признака объяснимы только естественным отбором, и нет ничего в пользу предположения (которое фон Хартманн постулирует как необходимое для успеха), что многие особи приобрели белый цвет одновременно. Мы не знаем ни одного внеполярного вида с темной окраской, которая часто, *m.e.* у многих особей каждого поколения, меняется на белую, но мы знаем много видов, которые время от времени производят одиночных белых особей. Теперь, когда, с другой стороны, мы обнаруживаем, что все полярные животные, которым выгодна белая окраска, и действительно, только виды, ближайшие родственники которых изменяются только индивидуально на белую, обладают этой окраской, не должны ли мы заключить из одного этого, что *единичные* вариации могут при благоприятных условиях стать преобладающими признаками?

Мне кажется, что в этом вопросе один весомый фактор слишком мало учитывался даже сторонниками теории отбора, а именно медлительность большинства климатических изменений, и особенно тех, на которых я уже настаивал. Если трансформация умеренного климата в арктический произошла так быстро, что у видов, подвергшихся его воздействию, была альтернатива: либо стать белыми через десять-двадцать поколений, либо вообще не существовать, тогда только поспешное вмешательство направляющей силы могло спасти их от истребления, заставив сотни тысяч особей со всей скоростью приобретать аналогичную окраску. Но совсем другое дело, если изменение климата происходит только в течение нескольких тысяч поколений; и это, согласно геологическим данным, должно было быть истинным положением дел.

Давайте возьмем конкретный пример — хорошо известный пример с зайцем. У нас это животное зимой остается коричневым и редко дает белые разновидности, в то время как его союзник - альпийский заяц- белый в течение семи месяцев в году, норвежский заяц - в течение девяти месяцев, а гренландский заяц - в течение всего года. Если бы наш климат трансформировался в арктический, через определенное время наступил бы период, когда более старая окраска больше не имела бы никаких преимуществ перед случайными и единично появляющимися белыми вариациями; зимних дней, в течение которых земля была покрыта снегом, стало бы так много, что защита, предоставляемая белым животным, была бы равна

защите, которой пользуются коричневые особи в столь же многочисленные свободные от снега дни. С этого времени зайцы, которые были белыми зимой, не подвергались большему истреблению лисами и т. Д., Чем бурые особи. Однако этот период должен быть представлен как состоящий из одного или нескольких столетий, и было бы странно, если бы из отдельных белых зайцев, которые теперь имели равные шансы на существование, не образовалось несколько белых семей. Но постепенно положение дел изменилось бы на противоположное — коричневые зайцы подверглись бы большему уничтожению, и везде, где были белые семьи, они имели бы преимущество в борьбе за существование. Из этого не следует, что темнокожие особи были бы немедленно истреблены; напротив, преимущество в пользу белых было бы лишь небольшим на протяжении длительного периода времени, и эти особи лишь постепенно увеличивались бы до более высокого процента от общей численности населения; тем не менее их численность постоянно, но очень медленно увеличивалась бы. С течением времени этот рост стал бы более быстрым по двум причинам: во—первых, потому что даже очень небольшое преимущество в пользу увеличения числа особей всегда оставляло бы большее число из них победителями; и, во-вторых, потому что в целом по мере того, как климат становился более арктическим, преимущество белой расы постоянно становилось бы более решающим в определении того, кому следует жить, а кому погибнуть.

Таким образом, я не вижу причин, по которым индивидуальные вариации, которые появляются не только один раз, но которые часто повторяются в ходе поколений, не должны приобретать преобладания при благоприятных условиях. Все факты согласуются с этим. Даже обычный заяц показывает нам, что он вполне способен окрашиваться подобным образом. В музее Штутгарта есть три экземпляра*Lepus timidus*, убитых в Вюртембурге, которые полностью белые, и несколько других, серебристо-серых или с белыми пятнами. На востоке России обыкновенный заяц имеет светло-серую, почти белую зимнюю шерсть, и Зейдлиц294 приводит интересное наблюдение, что такие светлые экземпляры встречаются *поодиночке* в Лифляндии, где “обыкновенный заяц натурализовался с начала века”.

Как я уже подчеркивал выше, с точки зрения условий жизни нет оснований предполагать быстрые преобразования; изменение условий почти всегда происходит чрезвычайно медленно; и действительно, во многих случаях происходит не объективное изменение, а просто субъективное, если мы можем таким образом обозначить те случаи, в которых изменение условий жизни зависит от изменения в животной форме, которая подвергается трансформации, а не в окружающей среде. Так обстоит дело в вышеупомянутых примерах мимикрии, когда все изменение условий жизни происходит из-за того, что один вид становится похожим на другой. Процесс естественного отбора имеет здесь столько времени, сколько требуется для совершенствования его результатов. Он совершенно одинаков во всех случаях специальных защитных приспособлений формы и окраски. Во всех этих случаях речь всегда идет о*совершенствовании*, а не о вопросе “быть или не быть”, с которым нам приходится иметь дело.

Однако именно случаи этого последнего рода лучше всего подходят для демонстрации невероятности и недостаточности предположения о вариационной тенденции как об особой направляющей силе. Нам нужно только сосредоточить наше внимание на каком-нибудь частном случае симпатической окраски или, что еще лучше, мимикрии. “Тенденция к

вариации” подразумевает, что большое количество особей производит разновидности, похожие на модель, которой нужно подражать, и это — по крайней мере, согласно Фон Хартманну - должно иметь место в каждом из последующих поколений, так что таким образом, в сочетании с наследственностью, полезная вариация увеличивается. Но как получается, что эта “тенденция к вариациям” совпадает с существованием модели как во времени, так и в месте? Может ли это быть результатом случайности, если у них нет общей причины? Сторонники директивной власти, конечно, не допустят этого; так что остается только предположение Лейбница о предустановленной гармонии, содержащейся в первом органическом зародыше, который после бесчисленных трансформаций органической формы и спустя миллионы лет дал начало посреди амазонского региона несъедобному геликониду с определенными желтыми, черными и белыми отметинами на крыльях, и в то же самое время развил у Пиериды в том же месте земного шара тенденцию подражать этому геликониду как образцу!

В дополнение к этому предположению, которое, безусловно, мало заслуживает рассмотрения, возможно, остается еще одно, а именно, что все или многие пиериды и другие виды бабочек обладали одинаковой склонностью к геликоноидной вариации и всегда повсюду стремились развить этот тип, но преуспевали только там, где они случайно совпадали по времени и месту с моделью, причем “тенденция”, таким образом, поддерживалась естественным отбором. Но фактыопровергают это предположение, поскольку такие имитационные вариации никогда не наблюдались в заметной степени у других видов.295

Со всеми вариациями, которые являются явно полезными, можно поступить аналогичным образом, если объяснить их происхождение вариационными тенденциями.

Мы понимаем, что возражение, которое фон Гартман выдвигает против наследственности, справедливо только на том основании, что этот процесс не обеспечивает гарантии сохранения вариаций, возникающих поодиночке. Тот факт, что наследственность сама по себе является механическим процессом, прямо не оспаривается; просто предполагается, что новые признаки могут передаваться по наследству только тогда, когда они порождены метафизическим “принципом развития”, а не когда они возникают “случайно”. Таким образом, этот критик направляет свою атаку не против наследственности, а скорее против механического происхождения изменчивости.

Фон Гартманн мог бы сказать здесь, что ссылка феномена наследственности на чисто механические причины, *m.e.* механическая теория наследственности, до настоящего времени отсутствует. То, что он этого не сделал, доказывает, с одной стороны, что он презирал искусство диалектики, но, с другой стороны, что он сам не упускал из виду подчиненность всего явления закону и что он допускает возможность найти этому механическое объяснение. Если на самом деле способность к наследованию не зависит от механических принципов, я не знаю, какие органические процессы мы вправе считать механическими, поскольку все они по существу зависят от наследственности, с каким процессом они составляют единое целое и от которого их нельзя рассматривать изолированно. Геккель правильно определяет размножение как избыточный индивидуальный рост и соответственно относит явления наследственности к явлениям роста. И наоборот, рост также может быть обозначен как размножение, поскольку он зависит от непрерывного процесса размножения клеток, составляющих организм, от зародышевой клетки до бесчисленных скоплений различно дифференцированных клеток высокоразвитого животного организма. Кто может не видеть, что эти два процесса,

воспроизводство зародышевой клетки и ее потомства в экономике индивида и воспроизводство индивидов и видов в экономике органического мира, демонстрируют точную и ни в коем случае не просто поверхностную аналогию?296 Но тот, кто допускает это, должен также понимать, что оба процесса зависят от одной и той же причины - он не может предполагать для одного причинную силу, а для другого руководящий принцип. Если питание и размножение клеток - чисто механические процессы, то то же самое относится и к наследственности. Хотя пока не удалось продемонстрировать механизм этого явления, тем не менее в общих чертах можно увидеть, что с помощью минимума живой органической материи (*например,* протоплазмы сперматозоида и зародышевой клетки) передаются определенные движения, и их можно рассматривать как направления развития, как я уже кратко изложил в предыдущей работе.297 Способность организмов передавать свои свойства своему потомству представляется мне постижимой только таким образом, “что зародыш организма по своему химико-физическому составу вместе со своими молекулярными структура, сообщившая ему фиксированное направление развития - то же направление развития, которым первоначально обладал родительский организм....” (*цит. по:* стр. 24). По общему признанию, это не более чем намек, и мы не узнаем из него о средствах, с помощью которых направление развития может быть передано другому организму.

Недавно Геккель, этот неутомимый пионер, которому мы обязаны таким богатым запасом новых идей, попытался преодолеть этот пробел в своем эссе “Перигенез пластидулы”, Берлин, 1876. Основная идея о том, что наследственность зависит от передачи движения, а изменчивость - от изменения этого движения, полностью соответствует убеждению, достигнутому в области физической науки, что “все законы в конечном итоге должны быть объединены в законах движения” (Гельмгольц298). Я считаю эту точку зрения более обоснованной — хотя, конечно, и не в такой отдаленной степени, как доказано, — потому что ранее я определил приобретенные индивидуальные вариации как “отклонение унаследованного направления развития”. Гипотеза Геккеля пока достигает большего, чем пангенезис Дарвина, при котором предполагается перенос материи, а не вид движения, свойственный этой материи. Но хотя в гипотезе Геккеля может содержаться зародыш механической теории наследственности, она, тем не менее, представляется мне несколько далекой от полного решения проблемы. Это выдвигает на первый план одну часть процесса наследования; под образом молекулярного движения пластидулы, движение которой может быть изменено внешними воздействиями, мы можем хорошо понять факт изменения, постепенно происходящего в ходе поколений. С другой стороны, предположение о сознании в пластидуле, каким бы приемлемым оно ни было с философской точки зрения, хотя и только как формула, едва ли дает какое-либо более глубокое знание. В свете теории подробные примеры, которые ранее были неясны, должны стать понятными. Однако я не вижу, каким образом различные формы атавизма, *например,* реверсии, которые так часто происходят при скрещивании различных рас, становятся более понятными, если принять сознание в пластидуле. Если у обоих родителей пластидула давным-давно приобрела разные молекулярные движения, почему при столкновении с зародышем она вспоминает прошлые времена и возобновляет старое и давно заброшенное движение? То, что оно приобретает последнее, действительно является фактом, если мы однажды отнесем направленное развитие индивида к молекулярному движению пластидулы; однако мне не кажется, что причина становится яснее, если предположить, что пластидула обладает сознанием. Механическая теория наследственности скорее должна быть способна показать, что движения пластидул мужской и женской половых клеток при их столкновении в случае

скрещивания широко расходящихся форм взаимно модифицируются таким образом, что движение общей предковой формы должно происходить как результирующая. Однако до такой демонстрации еще далеко. Более того, сам Геккель указывает, что его гипотеза ни в коем случае не является “механической теорией наследственности”, а лишь введением в эту теорию, которую, как он надеется, “можно будет возвести в ранг генетической молекулярной теории” (*цит. по* стр. 17). Но хотя мы также должны признать вместе с критиком “Философии бессознательного”, что “факты наследственности до сих пор не поддавались никакому научному объяснению”,299 это не дает нам повода прибегать к метафизическому объяснению, “которое здесь, конечно, меньше всего способно удовлетворить неспособность понять связь, проистекающую из законов природы”.

Неудивительно, что фон Гартман, исходя из ”Бессознательного", на котором он стоит, говорит о законе корреляции как о бессознательном признании “немеханического универсального принципа на стороне дарвинизма”. Под "корреляцией” он понимает нечто совершенно отличное от идеи, которую мы вкладываем в это выражение. Он предполагает, что “дарвинизм считает себя вынужденным признать с помощью эмпирических фактов единообразную корреляцию признаков, относящихся к определенному типу; но тем самым это противоречит его механическим принципам объяснения, все из которых сводятся к тому же, что рассматривать тип как мозаичную, разрозненную, поверхностную и случайную совокупность признаков, которые были приобретены поодиночке, одновременно или последовательно, путем отбора или привычки”. Я не верю, однако, что какая-либо подобная концепция когда-либо допускалась ни Дарвином, ни кем-либо еще . Признание того, что не все, а только каждая глубоко укоренившаяся *физиологическая* детальная модификация связана или может быть связана с системой взаимосвязанных изменений, действительно подразумевает, что мы, со своей стороны, также признаем внутреннюю гармонию частей - равновесие, как я выразился выше.

Но включает ли это признание телеологического принципа или исключает механическое объяснение? Признаем ли мы, таким образом“ "особый тип” в смысле неразрывно связанного комплекса признаков, ни один из которых не может быть удален без того, чтобы все остальные не были изменены? Согласуется ли такая точка зрения в целом с эмпирическими фактами?

Ни одна из этих точек зрения, как мне кажется, не отражает ситуацию.

Сначала я отвечу на второй вопрос. Более ранний взгляд на абсолютную природу видов противоречит со всех возможных сторон; границы между видами и разновидностями нет. Но когда фон Гартман предполагает, что при превращении одного вида “в другой” “весь однородно связанный комплекс должен измениться”, он возвращается к старой доктрине об абсолютной природе видов, которой резко противоречит множество фактов. Нередко мы наблюдаем разновидности, которые отличаются от родительской формы только одним признаком, в то время как другие демонстрируют многочисленные различия, и снова можно увидеть другие, в которых различия преобладают. Это последнее отклонение тогда было бы обозначено многими систематиками как новый вид, но не так другими.

Таким образом, “особый тип” действительно является своего рода мозаичным произведением, но это структура, к которой принадлежат все отдельные символы — камни мозаики - и которая составляет одно гармоничное целое, а не бессмысленную путаницу. Некоторые камни или группы камней могут быть удалены и заменены другими, другого цвета, при этом структура не будет обязательно искажена,*т.е.* разрушена как структура; но чем крупнее камни, которые

заменяются, тем более необходимыми будут исправления в других частях конструкции, чтобы гармония целого могла быть сохранена.

Однако мне кажутся еще более весомыми, чем те незаметные переходы, которые в различных группах животных так часто соединяют виды между собой, факты, изложенные во втором очерке второй части этого тома, которые доказывают, что две формы, в которых появляется один вид, могут изменяться совершенно независимо друг от друга. Гусеница меняется и становится новой разновидностью или даже видом (в зависимости от значения изменения формы), в то время как бабочка остается неизменной. Как это могло произойти, если какой-то другой закон, отличный от закона физиологического равновесия, связал воедино части или признаки и позволил им разъединиться? Не должны ли эти две стадии изменяться друг с другом и через друг друга, подобно частям одного тела, поскольку они сначала вместе составляют определенный тип? Разве тот факт, что этого не происходит, не является доказательством того, что весь “однородно связанный комплекс” определенного типа связан и удерживается вместе не метафизическим принципом, а просто законами природы?

Теперь, когда фон Гартман включает отношения различных видов друг к другу в понятие корреляции, такие, например, как отношение зависимости, в котором находятся цветы орхидей по отношению к насекомым, которые их посещают, он полностью отказывается от научной концепции, которая должна быть связана с этим выражением, и сравнивает вместе две разнородные вещи, которые не имеют ничего общего, за исключением того, что они обе рассматриваются им как результат “Бессознательного”. Следствие, которое затемвыводится из этой корреляции его собственной конструкции, а именно, что органический закон корреляции является всего лишь другим выражением “закона органического развития” в смысле метафизической силы, очевидно, не может быть допущено.

Под корреляцией мы понимаем не что иное, как зависимость одной части организма от других и взаимные взаимоотношения этих частей, которые полностью зависят от “физиологического отношения зависимости”, как правильно определил это сам фон Гартман. Очевидно, что сюда входит общая морфология организма — структура в целом, длина, толщина и вес отдельных частей, а также гистологическая структура тканей, поскольку от всего этого зависит работоспособность отдельных частей. Но когда под корреляцией фон Гартман понимает “также морфологическое, систематическое взаимодействие всех элементов организма в отношении как типичного базового плана организации, так и микроскопической анатомической структуры тканей”, он привносит в идею нечто чуждое ей, не основанное на фактах, а фактически противоположное им и поддерживаемое только предполагаемым “врожденным принципом развития”, который “не имеет механической природы”.

Живой организм уже часто сравнивали с кристаллом, и это сравнение,*с соответствующими изменениями*, оправданно. Как в растущем кристалле отдельные молекулы не могут соединяться вместе по своему желанию, а только определенным образом, так и распределение частей организма регулируется их соответствующим распределением. В кристалле, где ничто, кроме однородных частей, не группируется вместе, их результирующая комбинация также однородна, и очевидно, что они предлагают лишь очень малую возможность модификации, так что управляющие законы, таким образом, кажутся ограниченными и неизменными. В организме, независимо от того, рассматриваются ли они микроскопически или макроскопически, различные части объединяются, и поэтому они предлагают многочисленные

возможности модификации, так что управляющие законы становятся более сложными и кажутся менее ограниченными и неизменными. Ни в том, ни в другом случае мы не знаем конечных причин, которые всегда приводят к данному состоянию равновесия; в случае кристалла никому не приходило в голову приписывать гармоничное расположение частей телеологической силе; почему же тогда мы должны предполагать наличие такой силы в организме и, таким образом, прекращать уже начатую попытку отнести к его естественным причинам ту гармонию частей, которая здесь определенно присутствует и в равной степени подчиняется закону?

На этом основании утверждение о том, что теория отбора не является попыткой "механического" объяснения органического развития, представляется мне некорректным. Изменчивость и наследственность, так же как и корреляция, допускают понимание как чисто механические и должны рассматриваться таким образом до тех пор, пока не будут приведены более убедительные основания полагать, что в них скрыта какая-то сила, отличная от физико-химической.

Но мы, конечно, не можем придерживаться чисто эмпирической концепции, изложенной Дарвином в его замечательном труде "Происхождение видов". Если теория отбора должна предоставить метод механического объяснения, важно, чтобы ее факторы были сформулированы в точном механическом смысле. Но как только мы пытаемся это сделать, становится ясно, что при первом энтузиазме по поводу недавно открытого принципа отбора один фактор трансформации, содержащийся в самом этом принципе, был излишне отодвинут на задний план, чтобы освободить место другим, более очевидным и более известным факторам.

Я в течение многих лет настаивал на том, что первым и, возможно, наиболее важным или, во всяком случае, наиболее необходимым фактором в любой трансформации является *физическая природа самого организма*.300

Было бы ошибкой полагать, что исключительно внешние условия определяют, какие изменения произойдут у данного вида; природа этих изменений существенно зависит от физического строения самого вида, и фактически возникающая модификация, очевидно, может рассматриваться только как результат этого строения и действующих на него внешних воздействий.

Но если существенная или, возможно, даже преобладающая роль в определении новых признаков, несомненно, должна быть приписана самому организму, то для механического представления процессов органического развития все зависит от нашей способности постичь этот важнейший фактор определенным теоретическим образом и подвести под одну общую точку зрения его явно противоречивые проявления постоянства и изменчивости.

Итак, Дарвин, безусловно, рассматривал каждое изменение значительной степени как прямое или косвенное следствие внешних действий; но косвенное действие всегда предполагает определенную небольшую изменчивость (индивидуальную изменчивость), без которой не могут быть вызваны более крупные модификации. Эмпирически эта небольшая изменчивость, несомненно, присутствует, но возникает вопрос, от чего она зависит? Можно ли рассматривать это как возникающее механически, или, возможно, именно в этот момент вступает в действие метафизический принцип и предлагает те мельчайшие вариации, которые делают возможным

тот ход развития, который, согласно этой точке зрения, неизменно предопределен? Безусловно, именно отсутствие теоретического определения изменчивости всегда оставляет открытой дверь для незаконного проникновения телеологической силы. Механическое объяснение изменчивости должно лечь в основу этой стороны теории отбора.

Найти это объяснение нетрудно. Все различия организмов должны зависеть от того, что индивидуумы подвергались различным внешним воздействиям в ходе развития органической природы. Если мы приписываем организму способность порождать путем размножения только точные копии самого себя, или, более правильно, способность передавать своим преемникам неизмененный ход своего собственного развития, каждая “индивидуальная вариация” должна зависеть от способности организма реагировать на внешние воздействия, *m.e.* Реагировать изменениями формы и функций и, следовательно, изменять свое первоначальное (унаследованное) направление развития.

Иногда настаивали на том, что “особи одного и того же вида” или отпрыски одной матери не могут быть абсолютно равными, потому что с самого начала своего существования они подвергались неодинаковым воздействиям окружающей среды. Но это подразумевает, что при совершенно равных воздействиях они стали бы равными,*m.e.* Предполагается, что изменчивость не неразрывно связана с сущностью организма, а является лишь следствием тенденций развития, которые сами по себе равны и подвергаются неодинаковому влиянию. На самом деле, первые зародыши индивидуума, конечно, нельзя считать совершенно равными, потому что индивидуальные различия предков должны содержаться в них в разной степени в соответствии с их конституцией, и нам пришлось бы вернуться к изначальному организму земли, чтобы найти совершенно однородный корень, *tabula rasa*, от которого потомки начали бы свое развитие. Однако сомнительно, существовал ли когда-либо такой однородный корень; гораздо более вероятно, что *многочисленные* организмы впервые возникли спонтанно,301 и нельзя предполагать, что они были абсолютно одинаковыми, поскольку условия, при которых они появились на свет, не могли быть совершенно идентичными. Давайте, однако, для простоты предположим, что существовал единый первобытный организм; первое поколение, возникшее из него путем размножения, могло обладать только такими индивидуальными различиями, которые были вызваны действием разнородных внешних влияний. Но третье поколение, наряду с самозаобретенными, также проявило бы *унаследованные*различия, и в каждом последующем поколении количество тенденций к индивидуальным различиям, переданных зародышу наследственностью, должно было увеличиваться до определенной степени, так что можно сказать, что все зародыши, с момента их первого возникновения, несут в себе тенденцию к проявлению индивидуальных особенностей и развили бы их, даже если бы они снова не подвергались различным влияниям. Очевидно, что это так, поскольку самые молодые яйцеклетки в яичнике животного, как можно продемонстрировать, всегда подвергаются воздействию неодинаковых внешних условий в отношении питания и давления.302 Следовательно, если бы было возможно, чтобы два зародыша были в точности равны по направлению развития, переданному им наследственностью, они, тем не менее, дали бы двух несовместимых особей; и если, наоборот, было бы возможно, чтобы две особи могли подвергаться абсолютно одинаковым внешним воздействиям при формировании эмбриона, они также не могли бы быть идентичными, поскольку индивидуальные различия зародышей различны. предки повлекли бы за собой небольшие различия, даже при бесполом размножении, в направлении развития, передающемся яйцеклетке. Различия между особями сходного происхождения, таким образом, в конечном итоге полностью зависят от несходства

внешних влияний — с одной стороны, от тех, которые отклоняют развитие предков, а с другой стороны, от тех, которые отклоняют саму особь от ее курса, *т.е.* от направления развития, передаваемого наследственно. Хотя я, таким образом, по существу согласен с Дарвином и Геккелем в той мере, в какой эти авторы относят “универсальное индивидуальное различие” к неодинаковым внешним воздействиям, я отличаюсь от Дарвина в том, что я не вижу существенного различия между прямым и косвенным возникновением индивидуальных различий, если под последним подразумевается только неодинаковое влияние зародыша на родительский организм. Геккель, безусловно, прав, относя "примитивные различия зародышей, произведенных родителями”, к неравенству питания, которому отдельные зародыши неизбежно должны были подвергаться в родительском организме; но, очевидно, следует добавить еще одно различие зародышей — различие, которое не имеет ничего общего с неравным питанием, но которое зависит от неравного наследования индивидуальных различий предков, источник различия, который должен возникать в большей степени при половом, чем при бесполом размножении. Подобно тому, как при половом размножении происходит смешение признаков (или, точнее, направлений развития) двух *одновременных особей* в *одном* зародыше, так и при каждом способе размножения в одном и том же зародыше сходятся признаки целой *последовательности особей* (серии предков), из которых наиболее отдаленные, безусловно, проявляются, но редко проявляются в заметной степени.

Таким образом, можно хорошо понять факт индивидуальной изменчивости; живой организм не содержит в себе принципа изменчивости — он является *статическим элементом* в процессах развития органического мира и всегда воспроизводил бы точные копии самого себя, если бы неравенство внешних воздействий не влияло на ход развития каждого нового индивидуума; следовательно, эти воздействия являются *динамическими элементами* процесса.

Из этой концепции изменчивости можно теоретически вывести два важных эмпирически установленных факта, а именно. ограниченность вариаций в отношении качества, о которойуже упоминалось ранее, и возникновение трансформаций под прямым действием внешних условий жизни.

Если различия у особей одного и того же происхождения зависят от действия неодинаковых влияний, то вариация сама по себе есть не что иное, как реакция организма на определенную внешнюю провоцирующую причину, причем качество вариации определяется качеством провоцирующей причины и качеством организма. В рассмотренных до сих пор случаях индивидуальной изменчивости качество организмов одинаково, но качество вызывающей причины неодинаково, и таким образом возникают незначительные различия в организмах одинакового физического строения — вариации разного качества.

Тот же результат, а именно различные качества вариации, может также возникать обратным образом у организмов различной физической природы, подвергающихся одинаковым внешним воздействиям. Реакция организма на причину, вызывающую изменение, будет различной в зависимости от ее природы, или, другими словами, организмы разной природы реагируют по-разному при одинаковом модифицирующем воздействии. Физическая природа организма играет главную роль в отношении качества вариаций; таким образом, каждый конкретный организм может давать начало чрезвычайно многочисленным, но не всем мыслимым вариациям; то есть только таким вариациям, которые становятся возможными благодаря его физическому составу. Из этого далее следует, что возможности вариации у двух видов

различаются тем сильнее, чем шире они расходятся в физическом строении (включая морфологию тела) - что цикл вариации свойственен каждому виду. Таким образом, мы приходим к знанию, что, безусловно, должно существовать “фиксированное направление вариации”, но не в смысле Аскенази и фон Гартмана, как результат неизвестного внутреннего принципа развития, а как необходимое, *то есть* механическое следствие неодинаковой физической природы видов, которые должны реагировать неодинаковыми вариациями даже на одну и ту же побуждающую причину.

Факты, насколько мы их знаем, очень хорошо согласуются с этим выводом. Родственные виды изменяются сходным образом, в то время как виды, находящиеся в более отдаленном родстве, изменяются иным образом, даже когда на них действуют одни и те же внешние воздействия. Так, в первой части этих “Исследований” я заметил, что многие бабочки под влиянием теплого климата приобретают почти черную окраску (*Polyommatus Phlæas*), в то время как другие, с другой стороны, становятся светлее (*Papilio Podalirius*).

Таким образом, мы можем понять, почему всегда следуют определенным курсам развития, факт, который не может быть полностью объяснен природой условий жизни, вызывающих вариации. Но как только мы ясно осознаем, что качество изменений существенно зависит от физической природы самого организма, мы приходим к заключению, что виды с широко расходящимися конституциями должны давать начало различным вариациям, в то время как виды с близкими конституциями вызывали бы сходные вариации. Но таким образом прослеживаются определенные пути развития, и мы видим, что ни с одной точки органического ряда развития невозможно, чтобы какая-либо другая точка могла быть достигнута по желанию. Изменение в определенном направлении, таким образом, ни в коем случае не требует признания метафизического принципа развития, но может быть хорошо понято как механический результат физического строения организма.

Способ, которым должно возникать разнородное физическое строение организмов, также может быть легко показан, хотя следует предположить, что первое начало всей серии развития, *m.e.* древнейшие живые формы были почти однородны по своему физическому строению. Качество вариации, как говорилось ранее, является не просто продуктом физического строения, но результатом этого и качества изменяющихся внешних условий. Таким образом, от первого “вида” произошли, благодаря неодинаковому влиянию внешних условий жизни, несколько новых “видов”, и по мере того, как это происходило, прежняя физическая природа организма в то же время менялась, что требовало также нового способа реагирования на внешние воздействия, *m.e.* иного направления вариации. Различие от первичного “вида”, безусловно, должно быть понято как очень незначительное, но оно должно увеличиваться с каждой новой трансформацией и должно происходить точно параллельно степени физических изменений, связанных с каждой трансформацией. Таким образом, рука об руку с модификациями сила модификации, или способ реакции организма на изменяющиеся воздействия, должны были постоянно модифицироваться, и в конце концов мы получаем бесконечное количество по-разному устроенных живых форм, вариационные тенденции которых различаются в точной пропорции к их физическому расхождению, так что близкородственные формы реагируют сходным образом, а широко расходящиеся формы - совершенно по-разному на одни и те же вызывающие причины.

Индивидуальные вариации возникают, как я пытался показать, из-за того, что каждый индивид постоянно подвергается различным и даже постоянно меняющимся влияниям. Давайте, однако, представим наоборот, что большая группа особей подвержена одинаковым влияниям — фактически таким влияниям, которым не подвержены остальные особи вида: тогда эта группа особей изменялась бы почти сходным образом, поскольку оба фактора изменчивости, а именно. внешнее влияние и физическое строение равны или почти равны. Такие локальные вариации впервые стали заметны, когда одно и то же внешнее влияние воздействовало на ряд поколений, и минимальные вариации, вызванные у индивида однажды проявленным действием причины, вызывающей изменения, стали увеличиваться благодаря наследственности. Преобразования, имеющие некоторое значение (вплоть до формообразующей ценности вида), могут, таким образом, возникать просто под прямым воздействием окружающей среды, таким же образом, как и те, при которых возникают индивидуальные различия — только последние колеблются от поколения к поколению, поскольку стимулирующие влияния постоянно меняются; в то время как в первом постоянная внешняя причина, вызывающая модификацию, всегда воспроизводит одну и ту же вариацию, так что может иметь место накопление последних. Таким образом, можно объяснить климатические различия.

Более эффективное увеличение вариаций, возникающих у отдельного индивидуума, несомненно, вызвано *косвенным* воздействием окружающей среды на организм. В мои намерения здесь не входит еще раз объяснять процессы естественного отбора; я упоминаю об этом только для того, чтобы указать, что в этих случаях трансформация зависит от *двойного действия* окружающей среды, поскольку последняя сначала прямым воздействием вызывает небольшие отклонения в организме, а затем путем отбора накапливает произведенные таким образом вариации.

Рассматривая изменчивость таким образом — рассматривая каждую вариацию как реакцию организма на внешнее воздействие, как отклонение унаследованного направления развития, - следует, что без изменения окружающей среды не может произойти никакого прогресса в развитии органических форм. Если мы представим, что с какого-либо периода истории земли условия жизни оставались полностью неизменными, то виды, присутствующие на земле в этот период, не претерпели бы, по нашему мнению, никаких дальнейших изменений. В этом ясно выражено отличие этой точки зрения от другой, согласно которой побуждающий принципмодификации находится не в окружающей среде, а в самом организме в форме филетической жизненной силы.

Здесь я не могу удержаться от того, чтобы еще раз не вернуться к старой (онтогенетической) жизненной силе натурфилософов, поскольку параллель между ней и ее младшей сестрой, “филетической жизненной силой”, которая проявляется во множестве обличий, действительно поразительна. Если бы стимулирующий принцип развития индивида действительно был независимой жизненной силой, действующей внутри организма, рождение и рост индивида могли бы происходить без постоянного вмешательства окружающей среды, подобного тому, что происходит в питании и дыхании. Теперь известно, что это невозможно, так что те, кто поддерживает существование такой силы, если таковая все еще существует, были бы вынуждены прийти к неясной идее сотрудничества между созидающей силой и влияниями окружающей среды, точно так же, как такое сотрудничество в настоящее время постулируется защитниками филетической жизненной силы. Далее я воспользуюсь возможностью указать, что эта последняя идея совершенно несостоятельна; в отношении (онтогенетической)

жизненной силы невозможно привести более ясного доказательства, но следует признать, что запутанное представление о сотрудничестве телеологических и причинных сил, с нашей точки зрения, противоречит тем очень простым и ясным идеям, которые согласуются со взглядами на филетическое развитие. Как в расовом развитии каждое изменение органического типа всецело зависит от воздействия окружающей среды на организм, так и в развитии индивида совокупность явлений личной жизни должна зависеть от аналогичных действий. Физиология, как известно, здесь полностью поддерживает нашу точку зрения, поскольку это показывает, что без постоянного чередования действий окружающей среды и организма не может быть жизни и что жизненные явления - это не что иное, как реакции организма на влияния окружающей среды.

Если мы проследим последствия существующих знаний о строении тела животных, то сразу станет ясно, насколько точно процессы филетического и онтогенетического развития совпадают не только по своим внешним проявлениям, но и по своей природе. Хотя мы можем не совсем согласиться с доктриной Геккеля об индивидуальности в ее деталях, в целом следует признать ее правильность, поскольку нельзя оспаривать относительность понятия индивидуальности и существование нескольких категорий морфологических особей, которые появляются не только*поодиночке* как *физиологические особи*, *т.е.* как независимые живые существа низшего уровня, но которые также могут *объединяться*, образуя существа более высокого порядка.

Но если мы допустим это, то у Геккеля мы увидим не что иное, как размножение в возникновении высокого организма из единственной клетки, яйцеклетки; это размножение в то же время сочетается с различными дифференцировками потомства,*т.е.* с приспособлениями последнего к различным условиям жизни. Даже не в том факте, что ткани и органы отдельной физиологической особи находятся в большой зависимости друг от друга в силу физических причин,303 нет никакого разительного различия между этой точкой зрения и филетическим составом животного (и растительного) царства вне физиологических особей (“*Бионтен*”Геккеля), поскольку известно, что одновременные животные (особи и виды) влияют друг на друга наиболее активным образом.

Теперь, если мы далее примем во внимание, что те же самые единицы (клетки), которые благодаря своему размножению и разделению труда в настоящее время составляют тело высшего организма, должны были когда-то составлять в качестве независимых существ начало всего органического творения, и чтоследовательно, те же самые процессы (деление клеток), которые в настоящее время приводят к образованию млекопитающего, в то время вели только к длинному ряду различных независимых существ, то будет признано, что оба ряда развития должны зависеть от одних и тех же стимулирующих сил, и что в отношении причин явлений не возможно, чтобы существовал какой-либо большой разрыв. между онтогенезом и филогенезом,*то есть* между жизненными явлениями индивида и явлениями типа. Согласно нашему мнению, и то, и другое зависит от взаимодействия одних и тех же материальных физических сил, которое можно кратко охарактеризовать как реакцию организованной живой материи на воздействия окружающей среды.

Наши оппоненты либо не могут похвастаться такой гармонией в своей концепции природы, либо они должны вместе с филетической жизненной силой вновь включить в свою теорию старую онтогенетическую жизненную силу. На самом деле я не знаю, почему они не должны

этого делать. Тот, кто склоняется к мнению, что органическая природа управляется не просто причинными, но в то же время телеологическими силами, может признать, что последние столь же эффективны в качестве побуждающих причин индивидуального, сколь и филетического развития. Согласно моей идее, они даже обязаны признать это, поскольку непонятно, почему адаптации в онтогенезе не должны зависеть от того же метафизического принципа, который предполагается для каждого индивида, что и адаптации в филогенезе; последние действительно вызываются только первыми. Поэтому я верю, что жизненная сила (онтогенетическая) древних растет или падает вместе с современной (филетической) жизненной силой. Мы должны признать и то, и другое, или ни то, ни другое, поскольку они оба опираются на одну и ту же основу и поддерживаются или противопоставляются одним и тем же аргументам. Тот, кто считает оправданным устанавливать метафизический принцип там, где еще не было приведено полного доказательства того, что *известных сил* достаточно для объяснения явлений, должен сделать то же самое в отношении индивидуального, как и филетического, развития, поскольку это доказательство в обоих случаях очень далеко от завершения и все еще содержит большие и многочисленные пробелы.304

Правильность теоретической концепции вариабельности как реакции организма на внешние воздействия также еще не была экспериментально доказана. Наши эксперименты все еще слишком грубы по сравнению с тонкими различиями, которые отделяют одного индивидуума от другого; и трудность получения четких результатов значительно возрастает из-за того обстоятельства, что часть индивидуальных отклонений всегда зависит от наследственности, так что часто не только трудно, но и абсолютно невозможно отделить те, которые передаются по наследству, от тех, которые приобретаются. Еще дальше мы удалены от возможности отнести изменчивость к ее конечным механическим причинам,*т.е.* от механической теории воспроизводства, которая включала бы в сферу математического расчета как явления стабильности (наследственность), так и изменения (изменчивость).

Но хотя в настоящее время невозможно привести достаточных доказательств правильности отстаиваемых здесь взглядов, этим взглядам не противоречат никакие известные факты — напротив, они подтверждаются многими фактами, которые они, в свою очередь, делают понятными (локальные формы, различные циклы изменчивости у гетерогенных видов). Эти взгляды, наконец, полностью оправданы тем, что они дают единственно возможную теоретическую формулировку изменчивости, на которой может быть основана механическая концепция органического развития. Я уже пытался доказать, что такая концепция не только допустима, но и неизбежна, по крайней мере, для натуралиста.

II.
Механизм и телеология.

В третьем томе своих небольших работ Карл Эрнст фон Бэр подвергает теорию отбора самому тщательному исследованию. Фактически не подвергая сомнению ее научную приемлемость, он

считает, что эта теория зависит от того, удовлетворяет ли она одному условию, а именно. что она должна соединять телеологический принцип с механическим.

“Дарвиновская гипотеза, как утверждают ее сторонники, всегда заканчивается отрицанием какой-либо связи природных процессов с будущим, *т.е.* Какой-либо связи цели или замысла. Поскольку такие отношения кажутся мне *совершенно очевидными*” и т. Д. И далее: “Если признать научную корректность дарвиновской гипотезы, она должна соответствовать этому всеобщему стремлению к определенной цели. Если он не может этого сделать, нам придется отрицать его ценность ”.

Эти слова кажутся почти равнозначными вынесению рокового приговора теории отбора и механической концепции природы, ибо как может один и тот же процесс осуществляться одновременно необходимостью и силами проектирования? Одно исключает другое, и мы должны — как представляется — занять свою позицию либо на одной стороне, либо на другой.

Тем не менее мы не можем отбросить предложение фон Бэра без дальнейшего изучения просто потому, что оно, по-видимому, не может быть выполнено, поскольку оно содержит истину, которую не следует упускать из виду даже тем, кто придерживается механической теории природы. Это та же самая истина, которой пользуются и философские противники этой теории, а именно. что вселенную в целом нельзя рассматривать как возникшую из слепой необходимости, что бесконечная гармония, проявляющаяся в каждом уголке всеми явлениями органической и неорганической природы, никоим образом не может рассматриваться как дело случая, а скорее как результат “обширного спланированного процесса развития”. Также совершенно верно, когда в ответ на предполагаемое возражение о том, что механическая теория природы имеет дело не со случайностями, а с необходимостью, фон Бер отвечает, что действия ряда потребностей, которые “не связаны друг с другом”, могут быть названы случайностями только в их противоположных отношениях. Он иллюстрирует это, создавая пример цели. Если бы я попал в последнюю метким выстрелом, никто не объяснил бы это как результат несчастного случая, но если “всадник едет по гравийной дороге мимо этой мишени, и один из камешков, выброшенных копытом скачущей лошади, попадает в цель, это было бы названо несчастным случаем чрезвычайно редкого случая. Моей целью не была метка для камешка, следовательно, попадание было чисто случайным, хотя полет камня в этом точном направлении со скоростью, которую он приобрел, в достаточной степени объяснялся ударом ноги, нанесенным лошадью. Но попадание было случайным, потому что удар скачущей лошади, хотя и обязательно отбросил камешек, не имел никакого отношения к моей цели. По той же причине мы должны рассматривать вселенную как огромную случайность, если силы, которые движут ею, не регулируются преднамеренно — тем более огромную, что здесь действует не единичное движение проекции, а большое количество разнородных сил, *т.е.* Большое количество по-разному действующих потребностей, которые в целом лишены цели, но которые, тем не менее, достигают этой цели не только в любой отдельный момент, но и постоянно. Поистине восхитительная серия желанных случайностей!”[305]

Та же идея, хотя и совсем по-другому, выражена Фон Хартманом в заключительной главе его уже цитированной работы. Он считает, что “дизайн - это необходимое и несомненное следствие механических законов природы”. “Если бы механизм законов природы не был телеологическим, не было бы механически регулируемых законов, а был бы слабый хаос упрямых и капризных сил. Только после того, как причинность законов неорганической

природы заменила выражение “мертвая” природа и показала себя как главная движущая сила жизни и соответствия видимому со всех сторон замыслу, она заслуживала названия механической закономерности; точно так же, как усложнение колес и механизмов, созданных человеком, которые движутся определенным образом относительно друг друга, приобретает название механизма или машины только тогда, когда раскрывается имманентная телеология сочетания и различных движений частей”.306

Против правильности идеи, лежащей в основе этих утверждений, на мой взгляд, вряд ли что-либо можно возразить. Гармония вселенной и той ее части, которую мы называем органической природой, не может быть объяснена случайно,*m.e.* Без общего основания для взаимодействующих потребностей; рядом с простым механизмом невозможно не признать телеологический принцип - вопрос только в том, каким образом мы можем представить это как действующее, не отказываясь от чисто механической концепции природы?

Это, очевидно, достигается, если, подобно фон Бэру и фон Гартману, мы позволяем метафизическому принципу прерывать ход механизма природы и если мы считаем, что и первый, и второй работают вместе с равной мощью. Фон Гартман недвусмысленно делает такое признание под названием “внутреннего принципа развития”, которому он приписывает такую важную роль, что невозможно понять, почему у него должна быть какая-либо потребность в использовании причинных сил и почему он просто не делает все сам. Фон Бер выражается гораздо менее решительно и даже во многих местах настаивает на чисто механической связи органических явлений природы; но то, что у него также присутствует идея прерывания метафизическим принципом, в основном доказывается его предположением, по крайней мере частично, о *per saltum* развитии видов. Это обязательно предполагает активную внутреннюю силу развития.

Хотя я уже приводил много аргументов против существования такой силы, и хотя при ее опровержении одновременно опровергаются все формы развития со стороны руководящих сил, тем не менее мне кажется не лишним в таком глубоко важном вопросе показать, что*per saltum* развитие, и особенно так называемое гетерогенное зарождение, немыслимо не только на основании аргументов, ранее использовавшихся против филетической жизненной силы в целом, но и совершенно независимо от них.

Прежде всего следует сказать, что позитивная основа этой гипотезы ненадежна. Случаи внезапной трансформации всего организма с последующей наследственностью пока совершенно неизвестны. Было показано, что случайную трансформацию аксолотля, скорее всего, следует рассматривать в другом свете. Другой случай, взятый для гетерогенной генерации, а именно. почкование двенадцатилучевых медуз в полости желудка восьмилучевого вида, как недавно было показано Францем Эйльхардом Шульце307, является разновидностью паразитизма или комменсализма. Почки *кунины* не прорастают, как предполагалось, из *Geryonia*, а развиваются из яйца *кунины*. Но даже если мы вспомним здесь случаи чередования зарождения и гетерогенеза, это не имело бы никакой ценности в качестве доказательства; таким образом было бы только указано, как можно представить себе внезапную трансформацию. То, что при смене поколений или вообще при любом способе циклического воспроизводства нам не приходится иметь дело с отказом от одного типа организации и переходом к какому-либо другому, доказывается постоянным возвращением к исходному типу - циклическим характером всей трансформации. Однако то, что два совершенно разнородных

типа могут принадлежать к одному циклу развития, поддается гораздо лучшему и более корректному объяснению, чем это было бы дано сторонниками *индивидуального* развития. Если мы проследим циклическое размножение до адаптации различных стадий развития или поколений к изменяющимся условиям жизни, мы, таким образом, не только объясним точное и часто поразительное соответствие между формой и образом жизни — мы не только преодолеем разрыв между метаморфозом и сменой поколений, но мы также сможем понять, как в пределах одного и того же семейства Hydrozoa виды могут возникать со сменой поколений или без нее, и, более того, как могут существовать другие виды, у которых смена поколений (производство свободных медуз) ограничена одним полом; мы можем понять в целом, как одна непрерывная серия видов может происходить без смены поколений. разнообразие форм может привести от простого полового органа полипов к независимой и свободно плавающей половой форме Медузы, и как рука об руку с этим простое размножение постепенно становится циклическим. Именно эти промежуточные этапы между двумя видами размножения делают совершенно несостоятельной идею о том, что гетерогенные формы при циклическом размножении возникают в результате так называемого “гетерогенного зарождения”, *то есть* в результате внезапной *per saltum* трансформации. Простительно, если философы, которым эти факты кажутся странными или которым приходится брать на себя труд их обрабатывать, приводят смену поколений как пример “гетерогенного зарождения”, но натуралистам следует раз и навсегда отказаться от этого.

Все другие факты, которые до сих пор относились к “гетерогенному зарождению”, сами по себе еще менее объяснимы, поскольку они всегда связаны с изменениями в отдельных частях организма, такими как внезапная смена плодов или цветков у культурных растений. Понятие*индивидуального* развития, однако, требует полной трансформации — оно включает в себя (как совершенно правильно и логично признает фон Хартманн) идею *фиксированного специфического типа*, который может быть повторно смоделирован только *в целом*и не может модифицироваться по частям. Далее следует добавить, что наблюдаемые вариации, внезапно возникшие в отдельных частях, как правило, не передаются по наследству:308 плодовые деревья размножаются только прививкой, *т.е.* увековечиванием особи, а не обычным размножением семенами. Теперь, если мы нигде не видим внезапных вариаций большого количества, увековеченных наследственностью, в то время как мы повсюду наблюдаем небольшие вариации, которые все могут быть унаследованы, не следует ли из этого заключить, что *per saltum* модификация не является средством, которое Природа использует для преобразования видов, но что происходит накопление небольших вариаций, которые со временем приводят к большим различиям? Логично ли отвергать последний вывод из-за того, что наш период наблюдений слишком краток, чтобы позволить нам непосредственно проследить за длинными сериями накоплений, в то время как *индивидуально* допускаются вариации, хотя и не подтвержденные ни одним наблюдением? До тех пор, пока остается какая-либо перспектива проследить большие отклонения до постоянно наблюдаемого явления малых вариаций, я считаю, что мы не имеем права прибегать к чисто гипотетическому объяснению, предоставляемому *индивидуальными* вариациями.

Но гипотеза о "гетерогенном зарождении” не только не имеет под собой фактической основы — ее несостоятельность также можно прямо показать. Поскольку действие внутренней силы преобразования не объясняет адаптацию к условиям жизни, следует признать претензии естественного отбора на объяснение этих преобразований; но сотрудничествофилетической

жизненной силы и естественного отбора немыслимо, если мы представим, что модификации происходят *per saltum*.

Предполагаемое “гетерогенное поколение” всегда иллюстрируется примером смены поколений. Таким образом, предполагается, что возникновение новой животной формы происходит таким же образом, как мы сейчас видим, при циклическом размножении медуз, свободно плавающих, колоколообразных медузоидов, образующихся из неподвижных полипитов, или *церкарий* из червей-трематод путем внутреннего почкования; короче говоря, предполагается, что одна животная форма внезапно дает начало другой форме, сильно отклоняющейся от нормы, по чисто внутренним причинам. Теперь, исходя из этой теории, неизбежным постулатом было бы то, что в результате такого процесса *индивидуального* развития возникает не просто новый тип какого-то вида, но в то же время особи, способные жить и выживать в данных условиях жизни и приспособленные к ним. Но каждый натуралист, пытавшийся полностью объяснить связь между строением и образом жизни, знает, что даже небольшие различия, отделяющие один вид от другого, всегда заключают в себе ряд мельчайших структурных отклонений, связанных с четко определенными условиями жизни, — он знает, что у каждого вида животных все строение самым точным образом *во всех деталях* приспособлено к особым условиям жизни. Не будет преувеличением, если я скажу “во всех деталях”, поскольку так называемые "чисто морфологические части" не могли бы быть иными, чем они есть, не вызывая изменений в других частях, выполняющих определенную функцию. Я, конечно, не стану утверждать, что у наиболее близкородственных видов все части тела должны каким-то образом отличаться друг от друга, хотя бы в незначительной степени; однако мне не кажется невероятным, что точное сравнение очень часто дает такой результат. Однако можно с уверенностью утверждать, что животные, столь сильно различающиеся в своих морфологических отношениях, как медузы и полипы, или трематоды и их “кормилицы”, по-разному устроены в каждой из своих частей.

Теперь, если бы это значительное отклонение в каждой части само по себе не было препятствием для использования способности к проектированию и повторному моделированию, это стало бы таковым благодаря тому обстоятельству, что все части организма должны находиться в наиболее точном отношении к внешним условиям жизни, если организм хочет быть способным к существованию — все части должны быть точно приспособлены к определенным условиям жизни. Как это может быть вызвано преобразующей силой, действующей скачкообразно? Фон Хартманн, который, несмотря на свое ясное восприятие и широко распространенные научные знания, вряд ли может обладать твердой убежденностью в той гармонии между структурой и условиями жизни, преобладающими во всей системе организма, и которую способны обеспечить только личные исследования и созерцание, просто наводит мост через трудность, позволяя естественному отбору прийти ему на помощь в качестве “вспомогательного принципа” перемоделирующей способности. Вряд ли можно было бы предположить, что натуралисты прибегнут к тому же приему — тем не менее те, кто поддерживает филетическую силу и*индивидуальное* развитие, обычно ссылаются на естественный отбор как на принцип, управляющий адаптацией. Но когда это агентство начнет функционировать? Когда в результате зародышевой метаморфозы возникла новая форма, она с первого момента своего существования должна быть приспособлена к новым условиям жизни, иначе она должна погибнуть. Ему не разрешается оставаться в неадаптированном состоянии на

протяжении ряда поколений, пока адаптация, к счастью, не будет достигнута путем естественного отбора. Допустим, у нас есть либо естественный отбор, либо филетическая сила — и то, и другое вместе непостижимо. Если филетическая сила существует, то она сама должна вызывать адаптацию.

Здесь, возможно, можно было бы предположить, что то же самое возражение применимо к тому процессу модификации, который осуществляется небольшими шагами, но что это происходит только тогда, когда изменение происходит внезапно. Это, однако, как я уже пытался показать, происходит очень редко; во многих случаях (мимикрия) условия даже изменяются в первую очередь через изменение формы и, следовательно, как очевидно, так же постепенно, как и последнее. Так должно быть и во всех других случаях, когда происходит трансформация существующей формы, а не просто вымирание соответствующего вида. Трансмутация всегда должна идти в ногу с изменением условий жизни, поскольку, если бы последние менялись быстрее, вид не смог бы конкурировать с конкурирующими видами — он бы вымер.

Резкая трансформация видов подразумевает внезапное изменение условий жизни, поскольку Медуза живет не так, как Полип, а трематода - не так, как ее “кормилица”. По этой причине невозможно, чтобы естественный отбор мог быть вспомогательным принципом “гетерогенного зарождения”. Если происходит такое резкое преобразование, оно должно произвести новую форму, мгновенно подготовленную к борьбе за существование и приспособленную всеми своими органами и системами органов к особым условиям ее новой жизни. Но разве это не было бы “чистой магией”? При этом даже не принимается во внимание, что здесь — как и в случаях мимикрии — время и место должны совпадать. Требования предустановленной гармонии (“*стабильная гармония*”) далее требуют, чтобы животное, приспособленное к особым условиям жизни, появлялось только в тот конкретный период истории земли, когда все эти особые условия выполнены, и так далее.

Но тот, кто научился воспринимать многочисленные и тонкие взаимосвязи, которые у каждого вида животных приводят детали строения в гармонию с функцией, и кто держит в поле зрения движущую силу этих условий, вряд ли сможет придерживаться идеи *per saltum* развития животных форм. Если развитие имело место, оно должно было происходить постепенно и мельчайшими шагами — действительно, таким образом, чтобы у каждой модификации было время уравновеситься с другими частями, и таким образом последовательность модификаций постепенно приводила к полному преобразованию организма и в то же время обеспечивала полную адаптацию к новым условиям жизни.

Однако следует отвергать не только резкую модификацию, но и всякую трансформацию, основанную на вмешательстве метафизического принципа развития. Тех, кому аргументы, уже выдвинутые против такого принципа, кажутся недостаточными, можно еще раз спросить, как и где этот принцип должен должным образом вмешиваться? Я придерживаюсь мнения, что у одного следствия может быть только одна достаточная причина; если этого достаточно, чтобы произвести его, никакая вторая причина не требуется. Стрелка часов обязательно совершает один оборот по кругу за заданное время, как только заводится пружина, приводящая механизм в движение; в размотанных часах умелый палец, возможно, может придать такое же движение руке, но невозможно, чтобы последняя могла получать и от оператора, и от пружины в *одно и то же время то же движение,* какое она получила бы благодаря *одной только*любой из этих двух сил. Точно так же мне кажется, что вариации, ведущие к трансформации, не могут

одновременно определяться физическими и метафизическими причинами, но должны зависеть либо от того, либо от другого.

Ни с чьей стороны не будет оспорено, что по крайней мере одна часть процессов органической жизни зависит от механического взаимодействия физических сил. Как возможно, чтобы в ходе действия этих причинных сил возникали внезапные паузы и чтобы вместо нихбыла заменена направляющая сила, которая впоследствии снова уступила место физическим силам? Для меня это так же непостижимо, как идея о том, что молния - это электрический разряд грозовой тучи, образование которой и электрическое напряжение зависят от причинных сил, и время и место которой определяются исключительно этими силами, но, тем не менее, в власти Юпитера направить вспышку молнии по своей воле на голову виновного.

Теперь, хотя я отрицаю возможность или мыслимость одновременного взаимодействия телеологических и причинных сил в производстве какого-либо эффекта, и хотя я утверждаю, что оправдана только чисто механическая концепция процессов природы, я, тем не менее, считаю, что по этой причине нет оснований отвергать существование направляющей силы; только мы не должны представлять, что она непосредственно вмешивается в механизм вселенной, а скорее стоит за последним как конечная причина этого механизма.

Фон Бер сам указывает нам на это, хотя и не раскрывает всех следствий своих аргументов. В своей книге, изобилующей прекрасными и грандиозными идеями, он особенно настаивает на том, что понятия необходимости (причинности) и цели ни в коем случае не обязательно исключают друг друга, скорее, они могут быть определенным образом связаны друг с другом. Таким образом, часовщик достигает своей цели, часов, сочетая силу упругости пружины с работой колеса,*т.е.* используя физические потребности; фермер достигает своей цели, то есть получения урожая кукурузы, путем посева семян в подходящую землю, но семена должны прорасти в качестве абсолютной необходимости при воздействии тепла, почвы, влаги и т.д. Таким образом, в этих случаях цепь потребностей, несомненно, связана с телеологической силой, человеческой волей; и из таких случаев прямо следует, что везде, где мы видим цель или результат, достигнутый с помощью потребностей, направляющая сила не прерывает ход ряда потребностей, которые уже начались, но активна до первого появления этих потребностей, поскольку она объединяет последние и приводит их в движение. С того момента, как механизм часов гармонично скомбинирован и пружина заведена, все происходит без дальнейшего вмешательства часового мастера, подобно тому, как зернышко кукурузы, однажды посаженное в землю, превращается в растение без помощи фермера.

Если мы применим этот аргумент к развитию органического мира, те, кто защищает механическое развитие, не будут вынуждены отрицать телеологическую силу, только им придется вместе с Кантом309 думать о последнем единственным способом, которым его можно представить, а именно. *как Конечная Причина*.

В области неорганической природы никто больше не сомневается в чисто механической связи явлений. Солнечный свет и дождь теперь кажутся нам не прихотью божества, а божественными законами природы. По мере развития знаний о процессах природы точка, в которой божественная сила намеренно прерывает эти процессы, должна быть отодвинута еще дальше; или, как выражается автор “Критики философии бессознательного”310, любой прогресс в знании природных процессов зависит "от постоянного устранения идеи чудесного". Теперь мы считаем, что органическую природу следует понимать как механическую. Но следует ли из

этого, что мы должны полностью отрицать конечную Универсальную причину? Конечно, нет; было бы большим заблуждением, если бы кто-либо поверил, что он пришел к пониманию вселенной, сведя явления природы к механическим принципам. Таким образом, он забыл бы, что предположение о вечной материи с ее вечными законами никоим образом не удовлетворяет нашу интеллектуальную потребность в причинности. Прежде всего мы требуем объяснения того факта, что между частями Вселенной повсюду существуют взаимосвязи — что атомы повсюду воздействуют друг на друга.311 Тот, кто может довольствоваться предположением о материи, может это и сделать, но он не сможет показать, что предположение о Всеобщей причине, лежащей в основе законов природы, ошибочно.

Никто не скажет, что нет никакого преимущества в предположении о такой Конечной Причине, потому что мы не можем постичь ее и даже не можем с уверенностью продемонстрировать. Она, безусловно, лежит за пределами нашего понимания, в темной области метафизики, и все попытки приблизиться к ней никогда не приводили ни к чему, кроме образа или формулы. Тем не менее, в предположении об этой Причине наблюдается прогресс в знаниях, который вполне допускает сравнение с теми достижениями, к которым привели определенные результаты новой физиологии чувств. Теперь мы знаем, что образы, которые дают нам ощущение внешнего мира, не являются “действительными представлениями, имеющими какую-либо степень сходства”,312 но являются лишь знаками определенных качеств внешнего мира, которые не существуют в последнем как таковые, но полностью принадлежат нашему сознанию. Таким образом, мы точно знаем, что мир не таков, каким мы его воспринимаем, что мы не можем воспринимать “вещи в их сущности”, и что реальность всегда будет оставаться для нас трансцендентной. Но кто станет отрицать, что в этом знании есть значительный прогресс, несмотря на то, что оно по большей части носит отрицательный характер? Но точно так же, как мы должны предполагать, что за феноменальным миром наших чувств стоит действительный мир истинной природы, о котором мы получаем лишь неполное знание (*m.e.* Знание, соответствующее в реальности только отношениям времени и пространства), так и за взаимодействующими силами природы, которые “стремятся к цели”, мы должны признать Причину, которая не менее непостижима по своей природе, и о которой мы можем с уверенностью сказать только одно, а именно, что она должна быть телеологической. Точно так же, как первое знание приводит нас к осознанию истинной ценности наших чувственных впечатлений, так и второе знание приводит нас к предвидению истинного значения механизма Вселенной.

Верно, что ни в том, ни в другом случае мы не узнаем ничего, кроме того, что присутствует нечто, чего мы не воспринимаем, но в обоих случаях это знание имеет величайшую ценность. Сознание того, что за этим механизмом вселенной, который один понятен нам, все еще лежит непостижимая телеологическая Универсальная Причина, требует совершенно иной концепции вселенной — концепции, абсолютно противоположной материалистической. Наиболее правильно и красиво фон Бер говорит, что “цель не может быть понята нами иначе, чем как исходящая из воли и сознания; в этом ‘стремление к цели’, которое кажется нам настолько разумным, насколько это необходимо, имеет свои глубочайшие корни”. Если мы представим себе в этом мире божественную Универсальную Силу, проявляющую волю, как конечную основу материи и обитающих в ней законов природы, мы, таким образом, разрешим очевидное противоречие между механической концепцией и телеологией. Точно так же, как фон Хартманн где-то говорит об имманентной телеологии машины, мы могли бы говорить об имманентной телеологии вселенной, потому что отдельные силы материи настолько точно отрегулированы,

что они должны породить спроецированный мир, точно так же, как колеса и рычаги машины производят требуемое изготовленное изделие. Я признаю, что это в высшей степени антропоморфные идеи. Но можем ли мы, смертные, иметь какие-либо другие идеи? Разве само по себе понятие цели не является столь же антропоморфным? и есть ли какая-либо уверенность в том, что идея причинности менее верна? Знаем ли мы, что причинность безгранична или что она универсально действительна? В отсутствие этого знания, не должно ли быть допустимым удовлетворить, насколько мы можем, жажду человеческого разума найти духовную Первопричину Вселенной, говоря о ней в терминах, доступных человеческому пониманию? Мы можем занять такую окончательную позицию и все еще осознавать, что таким образом не формируем никакой определенной концепции и действительно не приближаемся к реальности. Материалист все еще использует понятие “вечность” и часто обращается с ним так, как если бы это была совершенно известная величина. Тем не менее мы не верим всерьез, что под выражением “вечная материя” подразумевается какая-либо истинная идея, вытекающая из человеческого опыта.

Однако, если спросить, каким образом то, что в нас самих и в остальной части животного мира является *интеллектуальным* и *восприимчивым*, что *мыслит* и *желает*, приписывается механическому процессу органического развития — можно ли рассматривать развитие разума как результат чисто механических законов? Я без колебаний отвечаю утвердительно вместе с чистым материалистом, хотя и не согласен с ним относительно способа, которым он выводит эти явления из материи, поскольку мышление и протяжение - вещи разнородные, и одно нельзя рассматривать как продукт другого. Но почему бы не вернуться к древнему понятию “сознательной материи”, выдвинутому Мопертюи и Робине, как недавно указал Фехнер?313 Не будет ли таким образом найдена полезная формула для объяснения явлений, до сих пор совершенно непонятных?

Фон Хартманн, критикуя самого себя, называет чувствительность атомов “почти неизбежной гипотезой” (стр. 62), “неизбежной, потому что, если бы чувствительность не была общим и изначальным свойством составляющих элементов материи, было бы абсолютно непостижимо, как благодаря своей потенциальности и интеграции могла возникнуть та чувствительность, которой, как нам известно, обладает организм”. “Невозможно, чтобы из чисто внешних элементов, лишенных всякой интернальности (*Innerlichkeit*), при определенном способе сочетания внезапно возникла интернальность, которая становится все более и более богато развитой. Чем более определенно наука убеждается в том, что в сфере внешнего (*Äusserlichkeit*) высшие (органические) явления являются только результатами сочетания, или совокупными явлениями элементарных атомных сил, тем более определенно, когда она однажды серьезно займется этим другим вопросом, она не преминет убедиться, что чувствительность, которой обладают высшие стадии сознания, может быть только результатом сочетания, или совокупными явлениями элементарных ощущений атомов, хотя эти атомные ощущения как таковые всегда остаются ниже уровня высших сочетаний сознания ”. В смешении этой двусторонней природы объективного явления “заключается главная ошибка всего материализма и всего субъективного идеализма. Точно так же, как попытка последнего (субъективный идеализм) сконструировать внешние явления существования в пространстве из функций внутренней реальности и их комбинаций невозможна, так и попытка первого

(материализм) создать внутреннее ощущение из любых комбинаций сил, действующих извне в пространстве, в равной степени невозможна".

У меня нет намерения углубляться в эти вопросы. Я упоминаю о них только для того,чтобы указать, что даже с этой стороны, как мне кажется, нет никаких препятствий на пути чисто механического понимания процессов Вселенной. Натуралиста можно извинить, если он попытается проникнуть в область философии; это проистекает из желания иметь возможность внести небольшой вклад в примирение новейших знаний натуралиста с религиозными потребностями человеческого разума - в достижение цели, к которой стремятся обе стороны, а именно. удовлетворительный и гармоничный взгляд на вселенную, соответствующий уровню знаний нашего времени.

Я полагаю, что показал, что теория отбора никоим образом не ведет — как всегда предполагается — к отрицанию телеологической Универсальной Причины и к материализму, и тем самым надеюсь, что расчистил путь для этой доктрины, важность которой вряд ли возможно переоценить. Многие, и не самые плохо информированные, не заходят так далеко, чтобы непредвзято исследовать факты, потому что они с самого начала встревожены неизбежными для них последствиями материалистической концепции мироздания. Механизм и телеология не исключают друг друга, они скорее находятся во взаимном согласии. Без телеологии не было бы механизма, а только путаница грубых сил; а без механизма не было бы телеологии, ибо как иначе последняя могла бы достичь своей цели?314

Фон Хартманн правильно говорит: "Наиболее полный механизм, который только можно себе представить, — это также наиболее совершенная мыслимая телеология". Таким образом, мы можем представить феноменальную вселенную как такой вполне постижимый механизм. С этой концепцией исчезают все опасения, что новые взгляды приведут к тому, что человек потеряет лучшее, что у него есть, — мораль и чисто человеческую духовную культуру. Тот, кто вместе с фон Бэром рассматривает законы природы как "постоянные выражения воли творческого принципа", ясно поймет, что дальнейший прогресс в познании этих законов не обязательно должен отвлекать человека от пути возрастающего совершенствования, но должен продвигать его в этом направлении — что познание истины, каким бы ни было ее значение, никоим образом не может рассматриваться как шаг назад. Давайте смело встанем на почву новых знаний и примем их прямые следствия, и нам не придется отказываться ни от морали, ни от утешительной убежденности в том, что мы являемся частью гармоничного мира, как необходимый элемент, способный к развитию и совершенству.

Однако любой другой способ вмешательства направляющей телеологической силы в процессы вселенной, кроме назначения сил, их производящих, по крайней мере для натуралиста, недопустим. Мы все еще далеки от полного понимания механизма, с помощью которого вызывается органический мир, — мы все еще находимся в самом начале познания. Однако мы уже убеждены, что как органический, так и неорганический миры зависят только от механических сил, ибо к этому выводу нас приводят не только результаты исследователей, которые ограничились ограниченными областями, но и самые общие соображения. Но хотя силу этих аргументов можно и не признавать, и хотя можно было бы утверждать, что индукционные доказательства против существования "филетической жизненной силы" были направлены только против деталей или никогда не были полностью продемонстрированы, *т.е.* по всем пунктам, тем не менее следует признать, что для натуралиста механическая концепция

Природы является единственно возможной — что у него нет никаких оснований отказываться от этой точки зрения до тех пор, пока ему не было продемонстрировано вмешательство телеологических сил *в ход* процессов органического развития. Таким образом, не будет несущественно, согласуется ли концепция Природы, которая многим кажется неизбежной, с идеей универсального замысла или с окончательным директивным универсальным принципом, поскольку ценность, которую мы можем придавать нашей собственной жизни и целям, существенно зависит от этого. Таким образом, окончательный и главный результат этого эссе будет найден в попытке продемонстрировать, что механическая концепция Природы вполне допускает объединение с телеологической концепцией Вселенной.

КОНЕЦ.

СНОСКИ

1 Самое подробное и точное описание только что вылупившейся личинки *хионобаса Элло* дано американским энтомологом Сэмюэлем Х. Скаддером. Ann. Soc. Ent. de Belgique, xvi., 1873.

2 Я понимаю, что этого определенно нельзя сказать о таких философах, как Лотце или Герберт Спенсер; но они одновременно и натуралисты, и философы.

3 “Über die Artrechte des *Polyommatus Amyntas* und *Polysperchon*.” Stett. ent. Zeit. 1849. Vol. x. p. 177–182. [В “Синонимическом каталоге суточных чешуекрылых” Кирби *Plebeius Amyntas* приводится как синоним, а *P. Polysperchon* как разновидность. *П. Аргиадеса* Pall. R.M.]

4 “Die Arten der Lepidopteren-Gattung *Ino* Leach, nebst einigen Vorbemerkungen über Localvarietäten.” Стетт. лор. Zeit. 1862. Vol. xxiii. p. 342.

5 [Англ. ред. У. Х. Эдвардс с тех пор указал на несколько прекрасных случаев сезонного диморфизма в Америке. Таким образом, *Plebeius Pseudargiolus* является летней формой *P. Violacea*, а *Phyciodes Tharos* - летней формой *P. Marcia*. См. “Бабочки Северной Америки” Эдвардса, 1868-79.]

6 [Англ. изд. Из письменного сообщения доктора Шпейера я узнаю, что две геометрии, *Selenia Tetralunaria* и *S. Illunaria* Hüb., сезонно диморфны. У обоих видов зимняя форма намного крупнее и темнее.] [*Selenia Lunaria*, *S. Illustraria* и некоторые виды *эфиры* (*E. Punctaria* и *E. Omicronaria*) также сезонно диморфны. Для замечаний по делу *S. Иллюстрацию* смотрите у доктора Нэггса в журнале Ent. Mo. Mag., том iii. стр. 238 и стр. 256. Некоторые наблюдения над *E. Punctaria* были переданы Лондонскому энтомологическому обществу профессором Вествудом в 1877 году по поручению мистера Б. Г. Коула. См. Proc. Ent. Soc. 1877, стр. vi, vii. R.M.]

7 [В 1860 году Эндрю мюррей обратил внимание на маскирующую окраску видов, которые, подобно альпийскому зайцу, горностаю и белой куропатке, претерпевают сезонные изменения окраски. Смотрите статью “О маскировках природы, являющуюся исследованием законов, регулирующих внешнюю форму и цвет растений и животных”. Эдинб. Новая филология. Журнал., январь 1860. В 1873 году я попытался показать, что эти и другие случаи “изменчивой

защитной окраски” можно справедливо отнести к естественному отбору. См. Proc. Zoo. Соч., 4 февраля 1873 г., стр. 153-162. R.M.]

8 [Явление, в чем-то аналогичное сезонному изменению защитной окраски, действительно происходит у некоторых чешуекрылых, только это изменение происходит не у одной и той же особи, а у последующих особей одного и того же выводка. Смотрите доктора Уоллеса о *Бомбикс Синтии*, Перевод. Ent. Soc. Vol., стр. 485. R.M.]

9 “Über den Einfluss der Isolirung auf die Artbildung.” Leipzig, 1872, pp. 55–62.

10 [Г-н А. Р. Уоллес утверждает, что темноокрашенные самки тех бабочек, у которых есть ярко окрашенные самцы, стали незаметными в результате естественного отбора вследствие большей потребности в защите со стороны представителей первого пола. См. “Вклад в теорию естественного отбора”, Лондон, 1870, стр. 112-114. В настоящее время общепризнано, что нижняя сторона бабочек подверглась защитной адаптации; и известно много случаев локального изменения цвета нижней стороны крыльев в соответствии с характером почвы и т. Д. Смотрите, например, г-на Д. Г. Резерфорда о цветных разновидностях*Aterica Meleagris* (Proc. Ent. Soc. 1878, стр. xlii.) и г-на Дж. Дженнера Вейра о подобном явлении у *Hipparchia Semele* (*лок. цит. по* стр. xlix.) R.M.]

11 [Тот факт, что бабочки, которые, как и Геометры, днем отдыхают с расправленными крыльями, имеют защитную маркировку на *верхней* стороне, полностью подтверждает это утверждение. R.M.]

12 “Über die Einwirkung verschiedener, während der Entwicklungsperioden angewendeter Wärmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge.” Сообщение Обществу естествознания в Штайермарке, 1864г.

13 См. Пример 9, Приложение I.

14 См. Пример 11, Приложение I.

15 См. Примеры 4, 9 и 11, Приложение I.

16 Мне кажется очень необходимым иметь слово, выражающее, производит ли вид одно, два или более поколений в год, и поэтому я ввел выражения *моно-*, *ди-* и *полигоневтический* от γονεύω "Я произвожу".

17 [Англ. изд. В немецком издании, появившемся в 1874 году, я не смог подкрепить эту гипотезу географическими данными и мог тогда только задать вопрос: “в самой северной части своего ареала распространения появляется в двух или только в одном поколении?” Теперь на этот вопрос дает ответ шведская экспедиция на Енисей в 1876 году. Герр Филипп Трайбом, один из участников этой экспедиции, наблюдал *A. Левана* в конце июня и начале июля в середине Енисея, на 60°-63° северной широты (Дагфьярилар вдоль Енисея в Эверсигте им. К. Вертенска. Akad. Ферхандлингон, 1877, № 6.) Трайбом нашел *Левану* в Ениске 23 июня, в Ворогове (61° 5) 3 июля, в Асинове (61° 25) 4 июля, в Инсарове (62° 5) 7 июля и в Алинской (63° 25) 9 июля. Бабочки были особенно многочисленны в начале июня, и все они принадлежали к типичной форме *Levana*. Трайбом прямо заявляет: “Мы не нашли ни одного образца, который заметно отличался бы от инжира Вайсмана . 1 и 2 (‘Saison-Dimorphismus’ Taf. I.)”.

Шведская экспедиция вскоре покинула Енисей и, следовательно, не смогла путем наблюдений определить, появилось ли позднее летом второе поколение, обладающее формой *Prorsa*. Тем не менее, с большой долей вероятности можно утверждать, что это не так. Районы, в которых *Левана* встречается на Енисее, имеют примерно ту же изотерму, что и Архангельск или Хапаранда, и, следовательно, ту же летнюю температуру. Доктор Штаудингер, мнения которого я поинтересовался, пишет мне: “В Финнмарке (около 67 ° северной широты) Я не наблюдал ни одного вида с двумя поколениями; даже *Polyommatus Phlæas*, который встречается там и у которого в Германии всегда два, а на юге, возможно, и три поколения, в Финнмарке имеет только одно поколение. Второе поколение было бы невозможно, и это также было бы в случае с*Леваной* посреди Енисея. У меня, конечно, есть *Левана* и *Прорса* со среднего течения Амура, но *Левана* прилетает туда в конце мая, а лето очень теплое. ”Более того, середина Амура лежит на 50° северной широты, и, следовательно, на 10°-13° южнее упомянутых районов Енисея.

Таким образом, следует с уверенностью признать, что на Енисее*A. Levana* встречается только в форме *Levana*, и что, следовательно, этот вид в настоящее время находится в самой северной части своего ареала распространения в том же состоянии, в каком, по моему мнению, он находился в средней Европе в ледниковый период. Было бы чрезвычайно интересно провести эксперименты по разведению этой однопородной *леваны* из Енисея, т.е. попытаться преобразовать ее потомство в форму *Prorsa* под действием высокой температуры. Если бы это не могло быть достигнуто, это дало бы подтверждение моей гипотезы, более строгого подтверждения которой нельзя было бы и желать.]

18 См. Пример 10, Приложение I.

19 Когда Дорфмайстер замечает, что зимующие куколки, которые на ранней стадии “были помещены для развития в комнату или не подвергались никакому воздействию холода”, дали карликовых, слабых и искалеченных" или иным образом поврежденных бабочек, это полностью объясняется тем фактом, что этот способный энтомолог пренебрег обеспечением необходимой влажности теплого воздуха. Держа куколок над водой, я всегда получал очень красивых бабочек.

20 [Для других замечательных случаев полового диморфизма (не *антигении* в смысле, используемом г-ном С. Х. Скаддером, Proc. Амер. Acad., том xii. 1877, стр. 150-158) см. Уоллеса “О явлениях изменчивости и географического распространения, как показано на примере Papilionidae Малайского региона”, пер. с англ. Linn. Soc., том xxv. 1865, стр. 5-10. R.M.]

21 С тех пор стало известно о диморфизме такого рода: североамериканские *Limenitis Artemis* и *L. Proserpina* - не два вида, как считалось ранее, а только один. Эдвардс вывел обе формы из яиц *Прозерпины*. Обе одноплодные, и у обеих есть самцы и самки. Эти две формы летают вместе, но*L. Artemis* распространен гораздо шире и обильнее, чем *L. Proserpina*. См. “Бабочки Северной Америки”, том ii.]

22 С тех пор Эдвардс экспериментально доказал, что при применении льда значительная часть куколок действительно дает начало var. *Теламонид*. Он вывел из яиц *Теламонидов* 122 куколки, которые в естественных условиях почти все дали бы var. *Марцеллус*. После двухмесячного пребывания при низкой температуре с 24 августа по 16 октября появилось пятьдесят бабочек, а именно. двадцать два *Теламонида*, одна промежуточная форма между *Теламонидами* и *Уолшии*, восемь промежуточных форм между*Теламонидами* и *Марцеллом*, более близких к первому,

шесть промежуточных форм между *Теламонидами* и *Марцеллом*, но более похожих на последнего, и тринадцать *Марцеллов*. Из-за различных неудач действие льда не было полным и равномерным. См. “Канадский энтомолог”, 1875, стр. 228. Во вновь открытом случае с*Phyciodes Tharos* также Эдвардсу удалось вернуть выводок из зимней формы, приложив к этой же форме лед. См. Приложение II. для *резюме* экспериментов Эдвардса на *Папилио Аяксе* и *Phyciodes Tharos*. R.M.]

23 Таким образом, из яиц *Walshii*, отложенных 10 апреля, Эдвардс получил после четырнадцатидневного периода куколки, с 1 по 6 июня, пятьдесят восемь бабочек вида*Marcellus*, одну из *Walshii* и одну из *Telamonides*.

24 [Слово “Дружба”, от греческого ἀμιξία, впервые было использовано автором для выражения идеи предотвращения скрещивания путем изоляции в его эссе "Über den Fluss der Isolirung auf die Artbildung", Лейпциг, 1872, стр. 49. R.M.]

25 [Англ. ред. В 1844 году Буадуваль поддержал эту взаимосвязь двух форм. See Speyer’s “Geographische Verbreit. d. Schmetterl.,” i. p. 455.]

26 Согласно письменному сообщению доктора Штаудингера, самки *брионии* из Лапландии никогда не бывают такими темными, как это обычно бывает в Альпах, но, с другой стороны, они часто имеют желтый, а не белый основной цвет. В Альпах желтые экземпляры не редкость, а в Юре - даже правило.

27 [Согласно У. Ф. Кирби (Син. Кат. Diurn. Lepidop.), вид почти космополитический, встречается, как и по всей Европе, в Северной Индии (var. *Timeus*), Шанхай (вар. *Китайский*), Абиссиния (вар. *Pseudophlæas*), Массачусетс (вар. *Americana*) и Калифорния (вар. *Гипофлоры*). В длинной серии из Северной Индии, хранящейся в моей собственной коллекции, все экземпляры чрезвычайно темные, самцы почти черные. R.M.]

28 [Англ. ред.] Из письменного сообщения доктора Шпейера следует, что и в Германии существует небольшая разница между двумя поколениями. У немецкого летнего выводка также больше черного на верхней стороне, хотя и редко настолько, как у южноевропейского летнего выводка.]

29 [Предполагая, что у всех бабочек схожая окраска обусловлена одними и теми же химическими соединениями. R.M.]

30 [Г-н Х. У. Бейтс упоминает случаи локальных изменений окраски, затрагивающих множество различных видов в одном и том же районе, в своих мемуарах “О чешуекрылых долины Амазонки”; Пер. Linn. Soc., vol. xxiii. Г-н А. Р. Уоллес также свел воедино большое количество случаев изменения окраски в зависимости от распространения в своем обращении к биологической секции Британской ассоциации в Глазго в 1876 году. См. “Brit. Assoc. Report”, 1876, стр. 100-110. О наблюдениях за изменением окраски британских чешуекрылых в зависимости от распространения см. Статьи мистера Э. Бирчолла в “Ent. Mo. Mag.”, ноябрь 1876 г., и доктора Ф. Бьюкенена Уайта, “Ent. Mo. Mag.”, декабрь 1876 г. Цветовые вариации во всех этих случаях, конечно, не являются *защитными* как в хорошо известном случае с *Gnophos obscurata*и др. RM]

31 См. Рис. 10 и 14, 11 и 15, табличка I.

32 “О происхождении и метаморфозах насекомых”, Лондон, 1874.

33 Сначала я думал обозначить две формы циклической или гомохронной наследственности как онтогенетическую и филетико-циклическую наследственность. Первое, безусловно, было бы правильным; последнее было бы также применимо к смене поколений (при которой фактически две или более филетических стадий чередуются друг с другом), но не ко всем тем случаям, которые я приписываю гетерогенезу, в котором, как и в случае сезонного диморфизма, отправной точкой является серия поколений *одной и той же* филетической стадии.

34 Когда Мейер-Дюрр, который в остальном очень точен, утверждает в своей “Книге о шметтерлинге швейца” (1852, стр. 207), что зимнее и летнее поколения *P. Ægeria* в незначительной степени отличаются контуром крыльев и маркировкой, он допускает ошибку. Признаки, которые этот автор приписывает летней форме, гораздо более применимы к женскому полу. У этого вида существует незначительный половой диморфизм, но нет сезонного диморфизма.

35 P. C. Zeller, “Bemerkungen über die auf einer Reise nach Italien und Sicilien gesammelten Schmetterlingsarten.” Изида, 1847, ii.-xii.

36 “Isoporien der europäischen Tagfalter.” Stuttgart, 1873.

37 [Пер.сангл. Linn. Soc., том xxv. 1865, стр. 9. R.M.]

38 Безусловно, предпочтительнее использовать выражение “метагенезис” в этом особом смысле вместо введения нового. В качестве общего обозначения, охватывающего метагенезис и гетерогенез, тогда останется выражение “чередование поколений”, если кто-то не предпочитает говорить “циклическое распространение”. Последнее может быть хорошо использовано в отличие от “метаморфозы”.

39 *Источник: цит. по.* глава iv.

40 Идея о том, что чередование поколений происходит от полиморфизма (а не наоборот, как это обычно бывает; т. Е. полиморфизм от чередования поколений), не нова, как я обнаружил, исправляя окончательное доказательство. Земпер уже высказал это в заключении своих интересных мемуаров “Лучшие поколения, живущие в мире” и др. See “Zeitschrift f. wiss. Зоол.” т. xxii. 1872.

41 See my essay “Über den Einfluss der Isolirung auf die Artbildung.” Leipzig, 1872.

42 [В случае моногоневтических видов, которые путем искусственного ‘выгонки’ были вынуждены давать два поколения в год, обычно обнаруживалось, что репродуктивная система у второго выводка развита несовершенно. Тщательное анатомическое исследование половых органов у двух выводков сезонно диморфных насекомых представляло бы большой интерес и могло бы привести к важным результатам. P.M.]

43 “Grundzüge der Zoologie.” 2nd ed. Leipzig, 1872. Введение.

44 По этому вопросу см. Обсуждение Бельгийского энтомологического общества, Брюссель, 1873г.

45 P. E. Müller, “Bidrag til Cladocerners Fortplantingshistorie,” 1868.

46 Sars, в книге “Ферхандлингер и Виденскабс Сельскабет и Христиания”, 1873, часть первая.

47 [Англ. изд. Недавние исследования по смене поколений у дафний убедили меня, что *прямое* воздействие внешних условий в этих случаях не принимается во внимание, а только *косвенное* действие.]

48 See my memoir, “Über Bau und Lebenserscheinungen der *Leptodora hyalina*,” Zeitschrift f. wiss. Зоол., том. xxiv. часть 3, 1874.

49 Stettin. энтом. Zeit., vol. xviii. стр. 83, 1857.

50 Комп. Rend., vol. lxxvii. стр. 1164, 1873.

51 [“Случайный” в смысле нашего незнания законов изменчивости, на чем так часто настаивал Дарвин. R.M.]

52 С тех пор, как это было написано, я изучал декоративные окраски *дафниид*; и, как результат, я больше не сомневаюсь, что половой отбор играет очень важную роль в маркировке и окраске бабочек. Однако я ни в коем случае не исключаю оба трансформирующих фактора; напротив, вполне возможно, что изменение, вызванное непосредственно климатом, может быть еще более усилено половым отбором. Приведенный выше случай*Polyommatus Phlæas*, возможно, можно объяснить таким образом. О том, что половой отбор играет определенную роль у бабочек, свидетельствуют прежде всего пахучие чешуйки и пучки волос у самцов, обнаруженные Фрицем Мюллером.] [Замечания о запахах, испускаемых бабочками и мотыльками, см. у Фрица Мюллера в книге “Йена. Дух времени. ф. Натурвиссен., ”том xi. стр. 99; также “Заметки по бразильской энтомологии”, пер. Ent. Soc. 1878, стр. 211. Пахучие органы самки *Heliconinae* полностью описаны в статье в “Zeit. f. Wissen. Зоол., ”том XXX. стр. 167. Положение пахучих пучков у мотыльков-сфинксов показано в Proc. Entom. Соч. 1878, стр. ii. У многих британских мотыльков, таких как *Phlogophora puriculosa*, *Cosmia trapezina* и др., хохолки находятся в аналогичном положении. Веера на лапках *Acidalia bisetata*, *Herminia barbalis*, *H. tarsipennalis*и др. Также, вероятно, являются органами обоняния. Крупный мотылек с Ямайки, хорошо известный своим сильным запахом при жизни (*Erebus odorus* Linn.), имеет большие пахучие пучки на задних лапках. О применении теории полового отбора к бабочкам см., кроме того, в книге Дарвина “Происхождение человека” Фрица Мюллера в “Космосе”, том ii, стр. 42; также за январь 1879 г., стр. 285; и Дарвина в “Природе”, том xxi. 8 января 1880 г., стр. 237. R.M.]

53 Nägeli, “Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art”, Мюнхен, 1865, стр. 25. Автор интерпретирует приведенные выше факты в совершенно противоположном смысле, но это явно ошибочно.

54 See my essay, “Über den Einfluss der Isolirung auf die Artbildung.” Leipzig, 1872.

55 [Англ. изд. Летом 1877 года доктор Хилгендорф снова исследовал ископаемые раковины Штайнхайма и обнаружил, что его прежние утверждения полностью подтверждаются. На встрече немецких естествоиспытателей и физиков в Мюнхене в 1877 году он продемонстрировал многочисленные препараты, которые не оставляли сомнений в том, что основные результаты его первых исследований были правильными и что был получен ряд последовательно выведенных видов вместе с соединяющими их промежуточными формами.]

56 See my essay, “Über die Berechtigung der Darwin’schen Theorie.” Leipzig, 1868.

57 Я особо настаиваю на этом здесь, потому что замечание о вдумчивом эссе Аскенази, которое я опубликовал в “Архиве антропологии” (1873), часто понималось неправильно.

58 Эксперименты на *Папилио Аяксе* и *Phyciodes Tharos*, описанные в этом Приложении, были проведены мистером У. Х. Эдвардсом (см. Его “Бабочки Северной Америки”; также “Канадский энтомолог”, т. vii, стр. 228-240, и т. ix, стр. 1-10, 51-5 и 203-6); и я добавил их вместе с некоторыми до сих пор неопубликованными результатами к эссе доктора Вейсмана, чтобы завершить историю вида. тема сезонного диморфизма до настоящего времени.—R.M.

59 Это поразительная иллюстрация разнообразия индивидуальной конституции, на котором так часто настаивал доктор Вейсман в предыдущей части этой работы.

60 Читатель, желающий получить подробные сведения о различных разновидностях этой бабочки, которых известно очень большое количество, должен ознакомиться с таблицами и описаниями в книге Эдвардса “Бабочки Северной Америки”, том ii.

61 М-р Эдвардс показал также, что *Argynnis Myrina* может откладывать оплодотворенные яйца всего через несколько часов после выхода из куколки. Канада. Энт., сентябрь 1876 г., том. viii. № 9.

62 Г-н Эдвардс отмечает, что привычка впадать в летаргию оказывает большую услугу дигоневтическим видам в горном регионе, где они подвергаются резким перепадам температуры. “Если бы судьба вида зависела от последнего выводка личинок в этом году, и особенно если личинки должны были достичь определенной стадии роста, прежде чем они были готовы впасть в спячку, вполне могло бы случиться, что время от времени ранние заморозки или сезон бурь уничтожали бы всех личинок в округе”.

63 Сравните это с замечаниями Вейсмана, стр. 19–22, и 53.

64 См. Canad. Ent., том ix. стр. 69.

65 Рисунки различных форм этого вида приведены в первом томе книги эдварда “Бабочки Северной Америки”.

66 Только вид *Smerinthus* можно заставить регулярно откладывать яйца в условиях изоляции; *Macroglossa Stellatarum* откладывала несколько яиц в большой, покрытой марлей клетке для размножения; вид *Deilephila* можно было заставить откладывать в такой клетке только по одному яйцу. От видов *Chærocampa* я также получал всего несколько яиц, а от *Sphinx* и *Acherontia* - только по одному.

67 [Англ. ред. С момента появления немецкого издания этой работы были даны многочисленные описания молодых стадий гусениц, но во всех случаях без представления родства форм.] [В превосходных рисунках личинок на различных стадиях роста, приведенных в некоторых из более поздних работ по чешуекрылым, можно найти много материала, который можно рассматривать как вклад в область исследований, начатую автором в настоящем эссе, *m.e.* онтогенеза и сравнительной морфологии личиночных отметин, хотя вызывает большое сожаление, что рисунки и описания даны не с этой точки зрения. Например, в своей “Бабочках Северной Америки” У. Х. Эдвардс описывает как молодых, так и взрослых личинок видов *Apatura*, *Argynnis*, *Libythea*, *Phyciodes*, *Limenitis*, *Colias*, *Papilio*и др. Бурмейстер в своей недавно опубликованной “Истории Аргентинской республики” описывает молодые стадии видов*Caligo*,

Опсифан, *Каллидриас*, *Филампелуси* др. Хеллинс и Баклер вычислили и описали ранние стадии большого количества гусениц британских чешуекрылых, но их рисунки остаются неопубликованными. Личинки многих наших местных видов, принадлежащих к родам*Liparis*, *Tæniocampa*, *Epunda*, *Cymatophora*, *Calocampa*и др., в молодом возрасте тусклые, но при последней линьке приобретают яркую окраску. Такие изменения окраски, вероятно, связаны с какими-то изменениями либо в привычках, либо в окружающей среде; и тщательное изучение онтогенетического развития таких видов в связи с историей их жизни дало бы результаты, имеющие большое значение для настоящего исследования. Те же замечания применимы к тем*ночным* личинкам, которые ярко окрашены на молодых стадиях и становятся тусклыми, когда становятся взрослыми.

Среди других работ, которые можно рассматривать как вклад в данную тему, я могу упомянуть следующие: — В 1864 году капитан Дж. Хаттон опубликовал статью “О реверсии и восстановлении тутового шелкопряда, часть II”. (пер. с англ. Ent. Soc. 1864, стр. 295), в котором он описывает различные стадии развития нескольких видов*Bombycidae*. In 1867 G. Semper published accounts of the early stages of several Sphinx-larvæ (“Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger ostasiatischer Schmetterlinge,” Verhandl. k.k. Zoolog.-ботан. Gesell. in Wien, vol. xvii.). Вопрос о количестве застежек у молодых*ночных* личинок был поднят в заметках доктора Ф. Бьюкенена Уайта (“Ent. Mo. Mag.”, т. v., стр. 204) и Б. Локьера (“Entomologist”, 1871, стр. 433). Ценная статья “Об эмбриональных личинках бабочек” была опубликована в 1871 году С. Х. Скаддером (“Ent. Mo. Mag.”, т. viii. стр. 122). Замечания о развитии личинки *Papilio Merope* см. у J. P. Mansel Weale в Trans. Ent. Soc., 1874, стр. 131 и др.; также этот автор о молодых стадиях личинки *Gynanisa Isis*, пер. с англ. Лор. Соч., 1878, с. 184. Описание развития личинок некоторых североамериканских видов*Satyrus* см. У. Х. Эдвардса в “Канадской энтомологии”, том xii, стр. 21. Недавнее описание мистером П. Х. Госсом только что вылупившейся гусеницы *Papilio Homerus* (Proc. Ent. Soc. 1879, стр. lv) служит хорошей иллюстрацией ценности изучения онтогенеза. Естественное родство *Papilionidae* одно время вызывало много споров, некоторые систематики ставили это семейство во главе чешуекрылых, а другие считали их более близкими родственниками мотыльков. Наблюдение м-ра Госсе, как правило, подтверждает последнюю точку зрения, ныне общепринятую чешуекрылыми, поскольку он утверждает, что рассматриваемая личинка “наводит на мысль об одной из больших *Saturniadae*, такой как *Samia Cecropia*”. М-р Скаддер в упомянутой выше статье придерживается мнения, что личинка, о которой идет речь, "наводит на мысль об одной из больших. аналогичный аргумент, показывающий тесное родство между*папилионидами* и *гесперидами*. R.M.]

68 [Г-н А. Г. Батлер недавно представил хорошую иллюстрацию опасности классификации чешуекрылых в соответствии со сходством только с совершенными насекомыми в своей статье “О естественном сходстве чешуекрылых, которые до сих пор относились к роду *Acronycta* авторов”, пер. с англ. Ent. Soc. 1879, стр. 313. Если взгляды автора в конечном итоге будут приняты, виды, в настоящее время сгруппированные под этим родом, будут распределены между *Arctiidae*, *Liparidae*, *Notodontidae* и *Noctuae*. Определение мистером Батлером сходства видов, предположительно принадлежащих к упомянутому роду, основано главным образом на сравнительном исследовании личинок, и это с гораздо большей вероятностью покажет истинное кровное родство видов, чем сравнение только совершенных насекомых. Только изучение сравнительного онтогенеза может дать окончательный ответ на этот вопрос. P.M.]

69 [В своей недавней редакции *Sphingidae*мистер А. Г. Батлер (пер. Зоо. Соч., том ix. часть x.) сохраняет аранжировку Уокера. R.M.]

70 Отложение черного пигмента может начаться непосредственно перед экдизисом.

71 [Г-н Герберт Госс утверждает (Proc. Ent. Soc. 1878, стр. v.), что, согласно его опыту, зеленая и коричневая разновидности *C. Porcelus* (ошибочно напечатано как *Elpenor* в упомянутом отрывке) примерно одинаково распространены, причем первый цвет никоим образом не ограничивается молодыми личинками. Г-н Оуэн Уилсон в своей недавней работе “Личинки британских чешуекрылых и их пищевые растения”, рисунки (Pl. VIII., рис. 3 и 3a) две формы, обе, по-видимому, во взрослом состоянии. В 1878-79 годах мой друг, мистер Дж. Эвершед, младший, поймал пять этих взрослых личинок в Суррее, одна из них была зеленой разновидности. Чтобы получить больше статистических данных по этому вопросу, яобратился в этом году (1880) к господам Дж. Дэвис из Дартфорда, который сообщил мне, что среди 18-20 взрослых гусениц *Porcelus*, находившихся в их распоряжении, была только одна зеленая особь. R.M.]

72 Я объединяю роды *Pergesa* и *Darapsa* из Walk. с *Chærocampa*, Dup.; первое представляется мне совершенно несостоятельным, поскольку невозможно, чтобы два вида, гусеницы которых так полностью совпадают, как у*C. Elpenor* и *Porcelus*, могли принадлежать к разным родам. *Porcelus* действительно был отнесен к роду *Pergesa* из-за отличающегося контура крыльев - пример, который отчетливо показывает, насколько опасно пытаться обнаружить роды чешуекрылых, не принимая во внимание гусениц. Род *Darapsa* также представляется мне весьма сомнительной ценностью и в любом случае требует дальнейшего подтверждения в отношении личиночных форм.

73 [Мистер А. Г. Батлер (пер. Зоо. Soc., том ix., часть x., 1876) дает список примерно из восьмидесяти четырех видов *Chærocampa* и шестнадцати из *Pergesa*, помимо множества других видов, принадлежащих к нескольким родам, расположенным между *Chærocampa* и *Pergesa*. О *Darapsa* он заявляет, “что этот род был основан на самом разнородном материале, первые три вида можно отнести к роду Хюбнера *Otus*, пятый - к роду Уокера*Diodosida*, шестой и восьмой - к роду *Daphnis* Хюбнера, седьмой, девятый и десятый - к *Chærocampa* Дюпончеля; следовательно, остается только четвертый вид, родственный *Chærocampa*, но, по-видимому, достаточно обособленный”. Вид, который все еще сохраняется в роде*Darapsa*, - это *D. rhodocera*, Wlk., с Гаити. R.M.]

74 [*Отус Сципакус* редакции Батлера. R.M.]

75 Эббот и Смит. “Естественная история наиболее редких чешуекрылых насекомых Джорджии, собранная на основе наблюдений Джона Эббота за растениями, которыми они питаются”. Лондон, 1797, 2 тома. след.

76 [*Отус Хирилус* и *О. Майрон* из редакции Батлера. R.M.]

77 [К этой группе можно также добавить *Ampelophaga Rubiginosa*, Ménétriés, из Китая и Японии, гусеница которой, имеющая отчетливую подплечную линию без каких-либо следов глазных пятен, изображена Батлером (*лок. цит.*, Pl. XCI., рис. 4). Этот автор также приводит изображение другого вида, принадлежащего к подсемейству *Chærocampinae* (рис. 11, рис. XC.), а именно. *Acosmeryx Anceus*, родом из Амбоины, Явы, Силхета и Южной Индии; гусеница зеленая, с семью косыми желтыми полосами по бокам и очень заметной белой подкорковой

линией с красной каймой вверху. Поскольку глазных пятен нет, этот вид можно условно отнести к данной группе, хотя его общая маркировка сильно отличается от маркировки группы*Chærocampa*. R.M.]

78 [Англ. ред. С тех пор доктор Штаудингер получил гусеницу *C. Алекто* из Бейрута; у него “очень отчетливая линия спины, а на четвертом сегменте красивое глазное пятно, которое повторяется с постепенным уменьшением до 7-8 сегментов”.]

79 Фигурирует в “Каталоге чешуекрылых насекомых в музее Ост-Индской компании” Томаса Хорсфилда и Фредерика Мура. Лондон, 1857. Том i., Стр. XI.

80 Фигурирует в пер. Ent. Soc., Новая серия, т. iv., Стр. XIII.

81 *Тамже*.

82 [Следующие виды, указанные батлером (*loc. cit.* Pls. XC. и XCI.), по—видимому, принадлежат ко второй группе - *Chærocampa Japonica*, Boisd., которая представлена в двух формах, одной коричневой, а другой зеленой. У первого есть два отчетливых глазка на четвертом и пятом сегментах и отчетливый рудимент на шестом, в то время как субдорсальная линия проходит от второго глазного пятна до хвостового рога, и под этой линией заметно выделяются косые боковые полосы темно-коричневого цвета на более светлом фоне. Глазки одинаково хорошо развиты на четвертом и пятом сегментах у зеленой разновидности, подкорковая линия начинается на шестом сегменте и простирается до хвостового рога; нет ни следа третьего глазного пятна, ни каких-либо косых боковых полос; насекомое является почти точной копией*C. Elpenor* на четвертой стадии. (См. рис. 21, Pl. IV.) *Пергеза монгольская*, но род., коричневая, без следа подпороговой линии, за исключением трех передних сегментов, и только с одним большим глазным пятном на четвертом сегменте.*Chærocampa Lewisii*, родом из Японии, также представлена в двух формах. Коричневая разновидность имеет поддорсальную линию только на трех передних сегментах, отчетливые глазки на четвертом и пятом сегментах и постепенно уменьшающиеся зачатки на остальных сегментах. Зеленая форма, по-видимому, является переходной между настоящей и третьей группой, поскольку обладает отчетливым, но рудиментарным глазным пятном на третьем сегменте, помимо полностью развитых на четвертом и пятом, и очень заметными, но постепенно уменьшающимися повторениями рудиментарных глазков на сегментах 6-10. К этой группе можно добавить*Chærocampa Aristor*, Boisd., гусеницу которой изобразил Бурмейстер (Lep. Rép. Arg., стр. XV., рис. 4) в характерной позе тревоги, с втянутыми передними сегментами и заметно выставленными глазками на четвертом сегменте. У этого вида присутствует подчелюстная линия. Бурмейстер также описывает две ранние стадии (стр. XV, рис. 7, A и Б) и описывает полное развитие*Philampelus Labruscae*, другого вида, принадлежащего к подсемейству *Chærocampinae*. Самая ранняя стадия (3-4 дня) - простая зеленая, без каких-либо следов маркировки, за исключением черного пятна с каждой стороны четвертого сегмента - положения будущего глазка. Изогнутый рог присутствует как на этой стадии, так и на следующей, во время которой гусеница все еще зеленая, но теперь имеет семь косых красных боковых полос. Хвостовой рог сбрасывается во время второй линьки, после чего окраска становится более темной, взрослая личинка (изображена мадам Мерьян в ее работе о Суринаме, стр. 34 и Сепг., стр. 32) становится пятнисто-коричневой. В дополнение к глазку на четвертом сегменте, на одиннадцатом сегменте есть еще один, немного больший, так что этот вид, возможно, является еще одним переходом к

третьей группе; но наши знания все еще слишком несовершенны, чтобы пытаться безопасно обобщать.

83 Кат. Леп. Инс. Восточная инд. Сост., стр. XIII. [Изображено также Батлером (=*Chæerocampa Silhetensis*, Walker), *лок. цит. по* Pl. XCII., рис. 8. R.M.]

84 Кат. Отд. Инс. Ист. Инд. Сост., стр. XIII. [Рисунок также выполнен Батлером, *loc. cit.* Pl. XCI., рис. 1. P.M.]

85 Хорсфилд и Мур, *округ Колумбия* Пл. X.

86 *Тамже.* [=*Пергеса Актеус*, Уокер. P.M.]

87 [Также указано Бурмейстером, *лок. цит. по* Пл. XV., рис. 3. P.M.]

88 Хорсфилд и Мур, *местное издание*, Стр. XI.

89 Чтобы быть точным, это следует обозначить инфраспиракулярной линией; но этот термин не может быть правильно применен, за исключением случаев, когда имеется также надспиракулярная линия, как, например, у *Anseryx (Hyloicus) Пинастрий*.

90 От этого факта, очевидно, зависит утверждение чрезвычайно точного наблюдателя Резеля о том, что гусеница *молочая* изменчива лишь очень слабо (“Insektenbelustigungen”, Bd. iii. стр. 36). Раньше я придерживался того же мнения, пока не убедил себя, что этот вид очень постоянен в одних местностях, но очень изменчив в других. Похоже, что местные влияния делают гусеницу изменчивой.

91 Зеленый цвет на рис. 45 слишком светлый.

92 “Die Pflanzen und Raupen Deutschlands.” Берлин, 1860, стр. 83.

93 Рис. 62, стр. VII, скопирован с Boisduval.

94 На рисунке не показано потускнение красного цвета спереди.

95 [Гусеница *Deilephila Euphorbiarum*, рисунок Бурмейстера (Lep. Rép. Arg., Стр. XVI, илл. 1) относится к этой стадии. P.M.]

96 [Завершая этот рассказ о *Chærocampinae*, я могу привлечь внимание к следующим видам, которые впоследствии были описаны Бурмейстером:—*Пахилия фикус*, Linn. (*лок. цит. по* Стр. XIV, рис. 1 и 2); на трех первых стадиях личинка равномерно зеленая, с желтой подпороговой линией, а ниже нее десять косых желтых полос, отходящих от головы; после третьей линьки окраска полностью меняется, вся площадь тела разделяется подпороговой линией на две отдельные части, над которыми окраска красная, а под ними бледно-зеленая; косые полосы почти исчезли; нет ни глазков, ни колец. *Пахилия Сайсес*, Хюбн. (*цитата* Рис. 3); очень похож на последний вид на его молодых стадиях (также показан Мерианом, Surin. pl. 33). *Philampelus Vitis*, Linn. (*лок. цит. по* Рис. 4 и 5); представлены две стадии; между первой и второй линьками зеленая, с косыми более светлыми полосами, наклоненными в том же направлении, что и у *пахилий*, и каждая из них содержит красную полосу, окружающую дыхало. У взрослых особей основной окрас желтый сверху и зеленый снизу, вся поверхность испещрена глубокими

черными и красными поперечными отметинами; косые полосы беловатые, окаймленные черным на нижних конечностях (также изображены Мерианом, стр. 9 и 39).*Philampelus Anchemolus*, Крам. (*локаль. цит. по* Pl. XV., рис. 1; Мериан, стр. 47); в молодом возрасте зеленый с семью косыми красными полосами; во взрослом возрасте равномерно коричневый с семью бледно-желтыми боковыми отметинами, первые четыре из которых являются пятнами, а остальные - широкими косыми полосами, наклоненными вперед. *Philampelus Labruscæ*, (см. примечание 82, стр. 195). R.M.]

97 [*Мимас Тилиэй* редакции Батлера. Автор утверждает, что этот род “легко отличить от *Laothoë* по форме крыльев, внешнему краю вторичных листьев, глубоко углубленных ниже верхушки, а вторичные листья узкие и не зазубренные”. Здесь мы снова сталкиваемся с противоречием результатов, полученных в результате изучения онтогенеза личинок, с одной стороны, и основания родов только по признакам воображения, с другой. Из трех видов, обсуждаемых доктором Вейсманном, мистер Батлер, вслед за другими авторами, относит *Tiliae* к роду *Mimas*, *Populi* к *Laothoë*, а *Ocellatus* к *Smerinthus*. Следует надеяться, что, когда наши знания об истории развития личинок во всех группах станут более полными,будет достигнуто согласование результатов биологического исследования и чистого систематика, так что род не сможет, как в настоящее время, иметь такие совершенно разные ценности, если рассматривать его с этих двух точек зрения.

98 Таким образом, гусеница изображена Резелем.

99 [В 1879 году м-р Э. Бошер обнаружил около тридцати взрослых гусениц этого вида в окрестностях Твикенхэма, от десяти до двенадцати из которых питались *Salix viminalis*, а остальные, из местности неподалеку, - на *Salix triandra*. Все образцы, взятые на названном впервые растении, имели более или менее полностью развитые красно-коричневые пятна над и под косыми полосами, как я сам имел возможность наблюдать. У этих пятнистых экземпляров основной цвет был ярким желтовато-зеленым, а у остальных этот цвет был тускло-беловато-зеленым сверху, переходящим в голубовато-зеленый снизу. Если эти наблюдения получат более широкое подтверждение, было бы справедливо заключить, что этот вид в настоящее время находится в двух стадиях филетического развития, причем более продвинутая стадия представлена более яркой пятнистой разновидностью. (См. также Proc. Ent. Soc. 1879, стр. xliv.). Г-н Питер Камерон недавно предложил (пер. Ent. Soc. 1880, стр. 69), что красновато-коричневые пятна на*гусеницах*смеринт*могут служить для маскировки, поскольку они очень напоминают как по цвету, так и по форме определенные галлы (*фитоптусы, которые являются пищевыми растениями этих видов). Если принять эту точку зрения, то эти пятна следует рассматривать как новый признак, вырабатываемый в настоящее время естественным отбором. Изменение основного цвета двух форм*S. Ocellatus*, возможно, связано с фитофагией, но это может быть окончательно установлено только серией тщательно проведенных экспериментов.

100 “Insekten-Belustigungen,” Suppl. Pl. 38, Fig. 40.

101 “Каталог чешуекрылых”. Британский музей. [Батлер делит подсемейство *Smerinthinæ* на 17 родов, содержащих 79 видов, а именно. *Метамимас*, 2; *Мимас*, 4; *Полиптих*, 7; *Лофостетус*, 1; *Сфингонопсис*, 1; *Лангия*, 2; *Триптогон*, 23; *Лаотоэ*, 2; *Крессония*, 3;*Паонии*, 2; *Каласимболус*, 5; *Смеринт*, 5; *Псевдосмеринт*, 2; *Дафнуса*, 4; *Левкофлебия*, 5; *Базиана*, 10; *Кекоза*, 1. R.M.]

102 “Восточный кабинет. Энтом.”, стр. 13, Pl. VI., рис. 2. [Батлер с сомнением относит этот вид к *сфингинам*. R.M.]

103 “Каталог чешуекрылых. Насекомые E.I. Co.”, Хорсфилд и Мур. Стр. VIII, рис. 6.

104 [Личинки четырех других видов этого подсемейства с тех пор стали известны благодаря рисункам мистера Батлера. *Смеринтус Татариновий*, Ментриес (*локализация* Pl. XC., рис. 16), из Японии, “бледно-зеленый цвета морской волны, бугристый белым, с семью боковыми косыми белыми полосами с малиновыми краями”. От субдорсальной линии, показанной на рисунке, нет и следа, так что этот вид, по-видимому, находится на третьей филетической стадии развития. *Smerinthus Planus*, Ходячий, из Китая (*локализация* Pl XCII., рис. 11), “бледно-зеленый, с белыми или желтыми боковыми полосами”. На передних сегментах остается след подпороговой линии, что свидетельствует о том, что вид находится на второй филетической стадии развития. *Triptogon Roseipennis*, Дворецкий, из Хакодади (*локализация* Pl. XCI., рис. 6), представлен желтым цветом с семью косыми белыми полосами, с большими неправильными треугольными красными пятнами, простирающимися от переднего края полос, почти поперек каждого сегмента. Вероятно, он находится на третьей филетической стадии. Индийский *Polyptychus Dentatus*, Крамер (*локализация* Pl. XCI., рис. 10), “голубовато-зеленый по бокам, с косыми фиолетовыми полосами, с широкой спинной продольной золотисто-зеленой полосой, окаймленной субтреугольными фиолетовыми пятнами, по одному над каждой полосой”. Спинная полоса окаймлена цветными полосами, которые могут быть подпорсальными линиями; но положение, в котором она изображена, и ее совершенно иной способ окраски очень затрудняют ее удовлетворительное сравнение с предыдущими видами. Род*Ambulyx* тесно связан с *Smerinthinae*, и здесь могут быть упомянуты два следующих вида: *A. Gannascus*, Stoll, изображенный Бурмейстером (*лок. цит. по* Pl. XIII., рис. 5), зеленый, с желтой подкорковой линией и семью косыми белыми боковыми полосами, окаймленными красным. *A. Liturata*, Butl. (*локаль. цит. по* Рис. 2), сверху желтовато-зеленый, переходящий в голубовато-зеленый снизу. Подпороговая линия присутствует на трех передних сегментах, за ней следует ряд белых удлиненных пятен, по одному на каждом сегменте, которые являются верхними частями ряда боковых косых полос. Утолщенные верхние конечности последних окаймлены красным, и их расположение наводит на мысль о том, что они возникли в результате разрыва субдорсальной линии.

105 [Батлер каталогизирует 43 вида этого рода. R.M.]

106 Откладывание яиц осуществлялось путем того, что насекомое во время полета хваталось лапками за кончик ветки и изгибало брюшко вверх, прижимаясь к листу, при этом крылья продолжали вибрировать. Яйцо мгновенно прикрепляется к листу. Эта операция повторяется от двух до четырех раз подряд, после чего мотылек некоторое время парит над цветками и присасывается к ним. Икринки в точности напоминают по цвету молодые зеленые бутоны *Galium*.

107 [Рисунки замечательного случая гинандроморфизма у бабочки (*Cirrochroa Aoris*, дубль.) недавно были опубликованы профессором. Вествуд (Пер. Ent. Soc. 1880, стр. 113). На правых передних и задних крыльях самца имеются пятна женской окраски, что очень убедительно подтверждает изложенные выше взгляды на неплавкость признаков (в данном случае половых), которые были давно закреплены. Полный (*m.e.* пополам) гинандроморфизм не редкость у бабочек. R.M.]

108 [Я долгое время придерживался мнения, что ди- и триморфизм, проявляемый некоторыми бабочками, возник в результате полиморфизма обычной изменчивости. Я не буду здесь вдаваться в подробности, а лишь приведу несколько примеров, указывающих на общее направление аргументации. Явление, о котором я говорю, так умело описано г-ном А. Р. Уоллесом (см. Часть I., стр. 32, примечание 20) и другими. У одного самца часто бывает две или более отчетливо окрашенных самок, и в таких случаях одна форма самки обычно напоминает самца по окраске. Случаи полиморфных*миметических* самок могут пока быть исключены, чтобы свести аргумент к его максимальной простоте. Таким образом, в случае с местным видом, у *Colias Edusa* есть две самки, одна из которых имеет оранжевый основной цвет самца, а другая - хорошо известную светлую форму, var. *Спираль*. Таким образом, у *Argynnis Paphia* также есть нормальная самка и темно-меланиновая форма var. *Валезина*. Среди экзотических видов можно было бы упомянуть множество других случаев; и, рассматривая это явление в целом, мы видим, что оно имеет*градацию*. Например, у наших обычных “голубых” (*Plebeius Icarus*, *P. Thetis* и др.) самки демонстрируют полную градацию окраски между обычным голубым самцом и коричневой самкой. В большом количестве образцов *Callosune Eupompe* из моего кабинета, собранных в Аравии покойным Дж. К. Лордом, имеется полностью градуированный ряд самок, варьирующийся от особей с алыми кончиками передних крыльев, такими же сильно развитыми, как у самцов, до экземпляров без следов такой окраски; и то же самое происходит с другими видами этого и родственных родов. В таких случаях необходимо только, чтобы промежуточные женские формы вымерли, чтобы иметь истинные случаи диморфизма. Примечательно, что в 1877 году, когда *Colias Edusa* появились в этой стране в таком необычайном изобилии, было отловлено большое количество *промежуточных форм*, которые образовали непрерывный ряд, соединяющий нормальную самку и var. *Спираль*. Р.М.]

109 [Многие из наших лучших описателей гусениц, такие как покойный Эдвард Ньюман, господа. Хеллинс, Баклер и др. описали различные формы многочисленных полиморфных видов, но не с точки зрения сравнительной морфологии и онтогенеза отметин. R.M.]

110 [В редакции Батлера оба этих вида отнесены к роду *Hemaris*. R.M.]

111 [Этот вид также указан батлером (*лок. цит. по* Рис. 9), который изображает его семью косыми зелеными линиями между дыхальцами и ниже подгрудной линии. R.M.]

112 “Cat. E. Ind. Co. Mus.”, Стр. VIII., рис. 2. [Уокер, Лепидоп. Heter. VIII., стр. 92, № 14, 1856; этот вид строго ограничен Явой. R.M.]

113 [Англ. изд. Гусеница описана и изображена Миллером, “Иконография синелей и лепидоптеров в Индии”, том III, Париж, 1869; также в "Анналах", Соч. Linn. де Лион, 1871 и 1873.] [Этот sp. = *Hemaris Croatica*, эспер., редакция Батлера. R.M.]

114 [Следующие дополнительные виды подсемейства *Macroglossinae* были указаны Батлером:— *Lophura Hyas*, Walk. (*лок. цит. по* Рис. XC., рис. 1 и 2), Гонконг, Силхет и Ява. Личинка, по-видимому, представлена в двух стадиях, младшая красно-коричневая с косыми белыми полосами, а голова и три передних сегмента зеленые. Более крупный экземпляр зеленого цвета с красно-коричневыми крапинками и без косых полос. На обоих рисунках обозначена линия спины. Вся окраска наводит на мысль о сходстве с защитниками. *Hemaris Hylas*, Linn., из Китая, Японии, Цейлона, Индии, Австралии и Африки (*локализация* Рис. 4). Верхняя часть тела светло-голубая, а нижняя часть зеленая, две области разделены белой подкорковой линией,

окаймленной сверху коричневой. Линия спины представлена слабо. *Macroglossa Belis*, Крэм, Северная Индия (*локализация* Pl. XC., рис. 6), изображен основным цветом темно-синего цвета; присутствует заметная белая подгрудная часть и желтая дыхальцевая линия; на боковой стороне каждого сегмента, между двумя упомянутыми линиями, есть большое красное пятно с желтым ядром (? глазные пятна), причем пятна уменьшаются в размере по направлению к голове и хвосту; вероятно, они придают этому виду какое-то особое защитное преимущество. *Macroglossa Pyrrhosticta*, Батлер, Китай и Япония (*локализация* Рис. 8), зеленовато-белый с спинными и поддорсальными линиями и семью темными косыми полосами по бокам, ниже поддорсальной линии. Из вышеупомянутых видов *Hemaris Hyas*, по-видимому, находится на той же филетической стадии, что и *M. Stellatarum* и *M. Croatica* и др., в то время как *M. Pyrrhosticta*, вероятно, вместе с *M. Corythus* и *M. Gilia*, находится на другой, более продвинутой стадии, которую также проходит*Lophura Hyas* в ходе своего онтогенетического развития. Этот последний вид (взрослый) и *M. Belis*, возможно, представляют собой еще более продвинутые филетические стадии. *Caliomma Pluto*, Walk., гусеницу которого изобразил Бурмейстер (*лок. цит. по* Рис. 1), по-видимому, представляет собой случай особого защитного сходства с веточкой пищевого растения. Изображен также Шаванном; Bull. Soc. Vadoise des Sci. Nat., 6 декабря 1854 г. R.M.]

115 [Род *Pterogon*, Boisd., = *Proserpinus* и *Lophura* (часть). Батлер, *лок. цит. по* стр. 632. Рассмотренный выше вид = *Proserpinus ŒNotheræ*, Fabr. R.M.]

116 [Эти виды = *Thyreus Abboti* и *Proserpinus Gauræ* редакции Батлера. О первом он заявляет: “Описаны трансформации, изображены личинка и имаго, Am. Ent. ii. стр. 123, 1870; личинка также изображена Скаддером в ”Переписке" Харриса, Стр. III, рис. 1 (1869), и Пакардом в его "Руководстве", стр. 276, рис. 203". R.M.]

117 [*Горгона Прозерпина (Сфинкс)*, особенно R.M.]

118 Rösel, *цит. по:* том iii., стр. 26, примечание.

119 Изображен и описан Эбботом и Смитом. [*Поясная макросила (Сфинкс)* изображена также Бурмейстером, *лок. цит. по* Рис. 1. P.M.]

120 Фигурирует в “Cat. Lep. E. Ind. Co.”

121 Смотрите рисунок в книге Сеппа "Суринамские чешуекрылые", Стр. 3, Pl. CI., 1848. Образец взрослой гусеницы в спирте находится в Берлинском музее. [Ниже приводится синонимия вышеупомянутых видов:—*Macrosila Hasdrubal*, Ходить. = *Pseudosphinx (Сфинкс) Tetrio*, Linn.; *M. Cingulata = Протопопия (сфинкс) Cingulata*, Fabr.; *M. Rustica = Протопопия (сфинкс) Рустика*, Fabr.; *Sphinx Convolvuli*, Linn. = *Protoparce Convolvuli*; *S.Carolina*, Linn. = *P. Carolina*; остальные виды остаются в родах, как указано выше. Батлер вычислил следующие дополнительные виды*Sphinginae* и *Acherontiinae*:—*Pseudosphinx Cyrtolophia*, Butl., из Мадраса (*лок. цит. по* Рис. XCI., рис. 11 и 13); *Protoparce Orientalis*, родом из Индии, Китая, Явы и др. (см. XCI., рис. 16); *Diludia Vates*, род. из Индии и др. (см. XCI., рис. 18);*Нефела Геспера*, Fabr., из Индии, Австралии и др. (см. XCI., рис. 20); *Acherontia Morta*, Hübn., с Явы, Китая, Индии и др. (см. XCII., рис. 9); и *A. Medusa*, кроме того, почти из тех же мест, что и предыдущий (рис. XCII., рис. 10). Большинство этих видов подпадают под общие замечания доктора Вайсмана, так что нет необходимости давать подробные описания. Наиболее расходящаяся маркировка - у*P. Cyrtolophia*, которая имеет широкую белую линию спины, окаймленную розовым, и два больших розовых овала на

задней стороне четырех передних сегментов, самый задний и больший из которых разделен пополам линией спины. У*N. Hespera* подпороговая линия присутствует только на сегментах с 6 по 11, и очень важно, что косые полосы отсутствуют на этих сегментах, но присутствуют на передних сегментах, где подпороговая линия отсутствует. Применительно к личинке *A. Атропос*, м-р Мэнсел Уил утверждает (Proc. Ent. Soc. 1878, стр. v.), что в Южной Африке обыкновенная форма питается в основном *пасленовыми*, в то время как более темная и редкая разновидность встречается только на видах*Lantana*. Бурмейстер выделяет следующие виды этих подсемейств: *Amphonyx Jatrophæ* (*лок. цит. по* Пл. XI, рис. 1); *Протопарция (Дилудия) Флорестан*, Крам. (Рис. 2); *Sphinx Justiciæ*, Прогулка. (Рис. 3); *Протопарция (Diludia) Лихенеи*, Прогулка. (Рис. 4); *Поясной сфинкс (Протопарция)*, Fabr. (Pl. XII., рис. 1); и *Sphinx Cestri* (рис. 5). Все эти виды имеют характерные отметины, похожие на отметины сфинкса. *Dilophonota Ello*, Linn. (Стр. XII, рис. 2), зеленовато-коричневая с желтой подпорогой, а *D. Hippothöon* (рис. 4), желтая с беловатой подпорогой. Ни у одного из них нет косых полос. *D. ŒNotrus*, Крам. (Рис. 3), не имеет ни полос, ни подчелюстной части, но сверху однородно коричневого цвета, переходящего в зеленый снизу.*Протопартия Альбиплага*, Прогулка. (пл. XIII, рис. 2, также мерианский, Стр. III., и Эббот и Смит, I., стр. XXIV.), бледно-зеленый с большими желтыми пятнами с черной каймой, окружающими дыхальца.*Pseudosphinx Tetrio*, Линн. (Pl. XIII., рис. 3), и *P. Scyron* (рис. 4) черные с широкими поперечными поясами, желтыми и белыми соответственно, окружающими середину каждого сегмента. Эти светлые полосы очень эффективно нарушают однородную поверхность крупных тел этих насекомых, но вся маркировка наводит на мысль о неприятности. R.M.]

122 [Упомянутый вид отнесен Батлером к роду Хюбнера *Hyloicus*. R.M.]

123 [= *Ellema Coniferarum*, редакция Батлера. R.M.]

124 [= *Дилофонота Элло* редакции Батлера. R.M.]

125 “Краткий обзор североамериканских сфингид”. Филадельфия, 1859.

126 [Личинки многих мотыльков, которые питаются лиственными деревьями осенью и впадают в спячку, как утверждается, питаются низкорослыми растениями весной, до того, как распустятся почки на их кормовых деревьях. С другой стороны, утверждается, что низкорослые питатели, такие как *Triphæna Fimbria* и др., иногда ранней весной питаются ночью почками деревьев. Повадки и онтогенез этих видов представляют особый интерес в связи с настоящими исследованиями и вполне заслуживают изучения. R.M.]

127 “Neuer Beitrag zum geologischen Beweise der Darwin'schen Theorie”. 1873, № 1 и 2. [Этот принцип, как и многие другие, которые были полностью разработаны только в последние годы, предвосхищен Дарвином. Так, он утверждает, говоря о наследовании в соответствующие периоды жизни: “Я мог бы привести немало случаев вариаций (используя это слово в самом широком смысле), которые проявились в более раннем возрасте у ребенка, чем у родителя” (“Происхождение видов”, 1-е изд., 1860, стр. 444). В случае наследственных заболеваний также: “Это невозможно ... сомневаюсь, что существует сильная тенденция к наследованию болезней в соответствующие периоды жизни. Когда правило терпит неудачу, болезнь, как правило, проявляется у ребенка раньше, чем у родителя; исключения в обратном направлении встречаются гораздо реже ”. (“Изменчивость животных и растений при одомашнивании”, 1-е изд., 1868, т. ii., стр. 83.) R.M.]

128 [Если красновато-коричневые пятна на личинке *S. Populi* выполняют защитную функцию, возложенную на них мистером Питером Камероном (Пер. Ent. Soc. 1880, стр. 69), можно легко понять, что они были бы полезны насекомому на четвертой стадии, и обратная передача этого признака могла бы, таким образом, быть ускорена естественным отбором в соответствии с вышеуказанными принципами. (См. также примечание 100, стр. 241.) R.M.]

129 [О случаях корреляции привычки с защитным сходством у личинок см. Статью в “Ann. and Mag. из Nat. Hist., февраль 1878, стр. 159, 160. Также Фриц Мюллер о бразильской личинке кохлиопод, пер. Ent. Soc. 1878, стр. 223. Г-н Мэнсел Уил заявляет со ссылкой на С. Африканские *сфингиды* (Proc. Ent. Soc. 1878, стр. vi.), что многие виды при поимке “имеют привычку сгибать тело вдвое, а затем прыгать на значительное расстояние пружинистым движением. Особенно это касается видов, имеющих отметины, похожие на глаза; и вполне вероятно, что при нерешительном нападении птиц такие виды могут скрыться в траве или листве ”. Многие защитные приспособления и привычки личинок, несомненно, являются средствами защиты от иневмонов и других врагов-паразитов. В случае с мухами-пилильщиками мистер Питер Камерон показал (Пер. Ent. Soc. 1878, стр. 196), что удары по задней части тела действительно могут отпугнуть таких врагов. Гротескная поза, паукообразный вид и движения гусеницы *Stauropus Fagi* рассматриваются Германом Мюллером (“Космос”, ноябрь 1879 г., стр. 123) как средство защиты от иневмонов. Среди наиболее замечательных средств защиты, которыми обладают личинки, является выделение жидкости, которая, как показал м-р У. Х. Эдвардс на примере некоторых североамериканских *Lycænidae* (“Канадский энтомолог”, т. х., 1878, стр. 3-9 и 131-136), привлекательна для муравьев, которые регулярно посещают этих гусениц тем же способом и с той же целью, что и наших тлей. Взаимная выгода, получаемая муравьями и личинками, была обнаружена в случае с *Lycæna Pseudargiolus*. М—р Эдвардс утверждает, что *взрослая* личинка этого вида на удивление свободна от перепончатокрылых и двукрылых паразитов: “Почему этому виду и, несомненно, многим другим *личинкам*отдается такое предпочтение, возможно, в какой-то степени станет ясно из небольшого инцидента, имеющего отношение к делу. 20 июня в лесу я увидел взрослую личинку на ее пищевом растении; а на спине, лицом к хвосту личинки, неподвижно стоял один из самых крупных муравьев.... Менее чем в двух дюймах позади личинки, на стебле, сидела крупная муха-ихневмон, выжидавшая удобного случая вонзить свой яйцеклад в личинку. Я согнул черенок и держал его горизонтально перед собой, не потревожив ни одну из сторон. Муха подползла немного ближе и остановилась, потом еще раз ближе, муравей не подавал никаких признаков. Наконец, после нескольких попыток, муха повернулась брюшком вниз и вперед, выставила яйцеклад и напряглась до предела, чтобы дотянуться до своей добычи. Жало как раз собиралось коснуться крайнего конца личинки, когда муравей бросился на муху, которая улетела, и так долго, как я наблюдал — по крайней мере, пять минут, - не возвращалась. Личинка все это время вела себя тихо, ее трубочки были вне поля зрения, а головка зарыта в бутон цветка, но в тот момент, когда муравей бросился на нее, а муха улетела, она, казалось, осознала опасность и несколько раз в сильной тревоге забилась на концах своего тела. Но трубки не выступали, как я мог ясно видеть с помощью своего объектива. Муравей спас личинку, и вполне вероятно, что ихневмоны ни в коем случае не получили бы возможности ужалить, пока поблизости были такие бдительные охранники. Меня поражает, что личинки знают своих защитников и способны и желают вознаградить их. Преимущество взаимно, и ассоциация всегда дружеская ”. Те, кто знаком с описанием м-ра Белта постоянных армий муравьев, содержащихся “шипом из бычьего рога” (“Натуралист в

Никарагуа", стр. 218-222) и некоторыми*кекропиями* и *меластомами*, будут поражены аналогией между ними и предыдущим случаем.

130 [Адаптивное сходство значительно усиливается у *Catocala* и у *Lasiocampa Quercifolia* благодаря ряду мясистых выступов по бокам этих гусениц, что позволяет им днем отдыхать на стволах деревьев, не отбрасывая резкой тени. Волоски по бокам гусеницы *Pæcilocampa Populi*, несомненно, служат той же цели. (См. Статью сэра Джона Лаббока, пер. Ent. Soc. 1878, стр. 242; также Питер Камерон, *там же.*, 1880, стр. 75.) Коллекционерам хорошо известно, что один из лучших методов поиска гусениц*Catocalae - нащупывать* их днем на коре соответствующих кормовых деревьев или искать их ночью. R.M.]

131 [См. "Вклад Уоллеса в теорию естественного отбора", 1-е изд., стр. 62. Также статью в "Ann. Mag. Nat. История". Февраль 1878 г., стр. 159, для соответствующих случаев. Резель в 1746 году упомянул эту привычку в *Calocampa Exoleta*. Герман Мюллер записал много других подобных случаев, опираясь на авторитет доктора Шпейера; см. "Космос", ноябрь 1879 г., стр. 114. R.M.]

132 [Эндрю Мюррей привлек внимание к этому факту в 1859 году ("Эдинбургский новый философ. Журнал", январь 1860 г., стр. 9). Это мнение также подтверждается тем фактом, что внутренние кормушки не являются зелеными; см. Примечание 142, стр. 310 и Пр. Zoo. Соч. 1873, стр. 159. R.M.]

133 [Текст. Собр. соч. 4 марта 1867 г.; и "Вклад в теорию естественного отбора", 1-е изд., стр. 117-122; также "Происхождение человека" Дарвина, 2-е изд., стр. 325. Среди наиболее важных недавних дополнений к теме окраски, шипов и запаха гусениц я могу привлечь внимание к статье Фрица Мюллера ("Космос", декабрь 1877 г.), следующий отрывок из которой я передал Энтомологическому обществу (Proc. 1878, стр. vi, vii): "Личинки *Dione Juno* и *Acræa Thalia* ведут стадный образ жизни и имеют коричневую окраску; они покрыты шипами, но, поскольку они тусклой окраски, их защита от шипов (которая в случае с *D. Juno* очень несовершенна) не сохранила бы их, если бы они не были признаны несъедобными в нужное время, а не после изъятия, в соответствии с принципами, изложенными мистером Уоллесом. Предполагается, что социальные привычки личинок, которые затем приводят к скоплению в больших количествах, компенсируют отсутствие у них цвета, поскольку их неприятный запах в этом случае своевременно предупреждает о приближении врага. Гусеницам *Colænis Julia* и *Dione Vanilla* также не хватает яркой окраски, но они ведут одиночный образ жизни, и эти виды во время кормления располагаются на нижней стороне листа. С другой стороны, гусеницы *Heliconius Eucrate*, *Colænis Dido* и *C. Isabella*, которые ведут одиночный образ жизни и свободно обнажаются, очень ярко окрашены и поэтому наиболее бросаются в глаза. В качестве примеров почти родственных личинок, из которых некоторые виды являются стадными, а другие одиночными, Фриц Мюллер упоминает*Morpho* и *Brassolis*, которые являются стадными; в то время как *Opsiphanes* и *Caligo* одиночные. Личинка *Papilio Pompeius* также стадна, а личинки *P. Nephalion*, *P. Polydamas* и *P. Thoas* одиночные.... Фриц Мюллер подводит итог своим наблюдениям, отмечая, что те гусеницы, которые живут поодиночке и не имеют яркой окраски как признака агрессивности, должны прятаться; как у *C. Julia* и *D. Vanillae*. Колючий покров служит гораздо меньшей защитой от птиц, чем от более мелких врагов; и они могут, благодаря защитной привычке жить вместе, создавать вокруг себя неблагоприятную атмосферу даже для человека, и, таким образом, постепенно укорачиваясь (как у*D. Juno*), колючки этих гусениц становятся бесполезными и, в конце концов, совсем выпадают ". См. также "Примечание сэра

Джона Лаббока о окраске британских гусениц", пер. Ent. Soc. 1878, стр. 239. Мистер Питер Камерон находит (Пер. Ent. Soc. 1880, стр. 71 и 75), что эти замечания применимы также к личинкам некоторых мух-пилильщиков. В 1877 году мистер Дж. У. Слейтер опубликовал статью "О питании ярко окрашенных гусениц" (пер. Ent. Soc. 1877, стр. 205), в котором он предположил, что такие гусеницы могут приобретать свои неприятные качества из-за питания растениями, содержащими ядовитые или иным образом вредные вещества. Однако потребуется гораздо большее количество наблюдений, прежде чем эта точка зрения может быть принята в качестве общепринятой. Прекрасную иллюстрацию теории предупреждающих цветов дает Белт в своей книге "Натуралист в Никарагуа", стр. 321. Все лягушки, обитающие в лесах вокруг Сан-Доминго, за одним исключением, защитной окраски; они ведут ночной образ жизни, и их поедают змеи и птицы. Исключением был вид ярко-красных и синих тонов, который прыгал днем и не делал попыток спрятаться. Исходя из этих фактов, мистер Белт пришел к выводу, что этот вид несъедобен, и при проведении эксперимента с утками и домашней птицей это подтвердилось. R.M.]

134 See the essay "Über den Einfluss der Isolirung auf die Artbilding." Leipzig, 1872, p. 22.

135 [См. также предыдущее примечание 133, стр. 294. R.M.]

136 [Eng. ed. Привычка прятаться днем встречается также у тех гусениц, которые напоминают кору деревьев, являющихся их пищей. Таким образом, *Catocala Sponsa* и *Promissa* днем прячутся в щелях коры, и при таких обстоятельствах их с трудом можно обнаружить. Доктор Фриц Мюллер также пишет мне, что в Бразилии гусеницы *Папилио Эвандера* таким образом в большом количестве, сбившись в плотные массы, отдыхают на стволах апельсиновых деревьев, которые они напоминают по цвету.]

137 "Über den Einfluss der Isolirung auf die Artbildung." Leipzig, 1872, p. 21.

138 К сожалению, я не могу привести точных цифр, показывающих относительные пропорции различных форм, поскольку я никогда не выводил *S. Convolvuli* из яиц, равно как и *C. Elpenor* в достаточном количестве.

139 [В отношении *C.Porcelus* см. примечание 71, стр. 188. R.M.]

140 [В классе случаев, рассмотренных в предыдущих частях этого эссе, внешние условия остаются неизменными в течение жизни гусеницы, но изменение повадок и, в некоторых случаях, окраски происходит, когда насекомое достигает размеров, мыслимых *априори*, и осознается путем наблюдения, при котором само окружение может претерпевать изменения в течение жизни отдельной гусеницы. Таким образом, в случае с зимующими видами окраска, которая является адаптивной к осенним цветам листвы их деревьев-источников пищи, не будет ассимилироваться с окраской только что распустившихся листьев весной. Я уже цитировал (Proc. Zoo. Soc. 1873, стр. 155) в качестве примеров того, что можно назвать "сезонной адаптацией", можно было бы назвать личинки*Geometra Papilionaria*, *Acidalia Degenararia* и *Gnophos Obscurata*, и многих других. Эти виды претерпевают изменение окраски до или после зимней спячки, причем это изменение всегда является адаптивным к окружающей среде.

Давно известно, что гусеницы, питающиеся цветами или растениями с разнообразно окрашенной листвой, в некоторых случаях принимают цвет своей пищи. See, for instance, Dr. L. Möller's memoir, "Die Abhängigkeit der Inseckten von ihrer Umgebung," 1867, and B. D. Walsh "On

Phytophagic Varieties and Phytophagic Species," Proc. Ent. Soc. Филадельфия., том iii., стр. 403. В 1865 году г-н Р. Маклахлан опубликовал статью, озаглавленную "Наблюдения над некоторыми замечательными разновидностями*Sterrha Sacraria*, Linn., с общими замечаниями об изменчивости чешуекрылых" (Trans. Ent. Soc. 1865, стр. 453), в котором он привел множество иллюстраций этого явления. Личинка *Heliothis Peltiger*, согласно описанию мистера Рединга ("Британские мотыльки" Ньюмана, стр. 438), является другим показательным примером. В 1874 году ряд примеров был опубликован мистером Томасом Г. Джентри в статье, озаглавленной "Замечательные вариации окраски, орнаментации и т.п. Некоторых личинок сумеречных и ночных чешуекрылых" ("Канадский энтомолог", том vi, стр. 85. См. Также описание У. Х. Эдвардсом летних и осенних личинок *Lycæna Pseudargiolus*; *Там же.*, том x, стр. 12, 13).

Гусеницы *Sphingidae*, по-видимому, также в некоторых случаях изменяются способом, весьма наводящим на мысль о фитофагических влияниях. Наблюдения над *S. Ocellatus* записанные в предыдущем примечании (стр. 241), возможно, могут быть истолкованы именно в этом смысле. Чтобы получить экспериментальные доказательства по этому вопросу, я могу добавить, что мистер Э. Бошер по моей просьбе был достаточно любезен, чтобы повторить свои наблюдения и провести некоторые селекционные эксперименты в течение текущего года (1880). В той же местности, что и упомянутая ранее, были обнаружены семь личинок, питавшихся*Salix viminalis*, все они были ярко-зеленой пятнистой разновидностью; и в той же зарослях ивняка еще шесть были обнаружены на другом виде *Salix*, две из них были голубовато-зеленой разновидностью, а остальные четыре - ярко-зеленой формой. Если только мы не имеем здесь дело с местной расой, эти наблюдения в связи с наблюдениями прошлого года, как правило, показывают, что светло-зеленая форма связана с *Salix viminalis*. Когда гусеницу этого вида находят в естественном состоянии, питающейся яблоками, она обычно, возможно, неизменно, имеет голубовато-зеленую форму. Чтобы испытать эффект размножения личинок *ab ovo* на различных пищевых растениях, большое количество яиц, отложенных самкой *Ocellatus* в июле, было разделено на три партии, в одну из которых были добавлены *Salix triandra*, в другую - *S. viminalis*, а в третью партию - яблоко. Эксперимент, к сожалению, по большей части провалился из-за того, что большая часть личинок погибла, выжили только трое из третьей партии; но все они были голубовато-зеленой формы, и этот цвет был характерен для всех гусениц этой партии с самой ранней стадии их развития. Таким образом, наблюдение пока является успешным, поскольку подтверждает мнение о том, что упомянутый сорт связан с яблоней (и*S. triandra?*). Мой друг мистер У. Дж. Арджент сообщает мне, что этой осенью в его распоряжении было несколько экземпляров *Sphinx Ligustri*, некоторые из которых были найдены на сирени, а другие - на laurestinus, и он утверждает, что все экземпляры на последнем растении имели основную окраску, заметно более темную, чем у тех, которые питались сиренью. Я узнал также от мистера У. Дэвиса из Дартфорда, что в этом году он обнаружил несколько этих личинок, питавшихся ясенем, и что все они были другого цвета, чем те, что были найдены на сирени или бирючине, более серовато-зеленого. Другим случаем изменения окраски личинок является *Emmelesia Unifasciata*, образцы которой я недавно имел возможность изучить благодаря любезности мистера У. Дэвиса. Этот вид питается семенами вида*Bartsia*, когда капсулы находятся на различных стадиях роста, и (без указания деталей маркировки) гусеницы, обнаруженные на зеленых капсулах, были зелеными, в то время как гусеницы на коричневых капсулах были соответствующего цвета.

В целом я склонен полагать, что до сих пор фитофагической изменчивости как фактору, определяющему окраску личинок, не придавалось достаточного значения, и здесь открыто

большое поле для экспериментальных исследований для будущей работы. Неясные химико-физиологические процессы, которые, как, возможно, могут быть показаны такими исследованиями, приводят к изменчивости у фитофагов, не могут, я убежден, вызвать сколько-нибудь значительного расхождения признаков без посторонней помощи; но когда такие причины изменчивости играют на руку вариациям естественного отбора, дающим прямое*защитное преимущество* виду, мы можем легко увидеть, что этот важнейший фактор ухватился бы за такую способность приспосабливаться к изменчивой среде и увековечил бы ее. (См. Proc. Zoo. Соч. 1873, стр. 158, и “Природа”, т. xiv, стр. 329 и 330.) R.M.]

141 [В 1879 году мистер Джордж Фрэнсис из Аделаиды отправил из последнего места несколько мотыльков (разновидность Anapae) вместе с их личинками (в спирте) и коконами (Proc. Ent. Soc. 1879, стр. xvi), и в сопроводительной записке он указал, что личинка самца при жизни “ярко-изумрудно-зеленого цвета с красные и розовые отметины на спине и желтые, черные и белые полосы по бокам. Личинка самца описывается как меньшая, чем самка, и обладающая всеми яркими окрасками, причем у последней “нет красных отметин, а только белые, желтые и зеленые с небольшим количеством черного”. Сначала я был склонен думать, что мы, возможно, имеем здесь дело с двумя различными видами, имеющими личинки с различной маркировкой; но м-р Фрэнсис в текущем году (1880) прислал большое количество живых коконов этого вида, которые я разделил по размеру, и, когда появились бабочки (август), я обнаружил, что все те, что из маленьких коконов, были самцами, а те, что из более крупных коконов, - самками. Следовательно, не может быть никаких сомнений в том, что в данном случае мы имеем дело только с одним видом, личинка которого представляет собой замечательный феномен полового различия в окраске. В качестве аналогичного факта я могу здесь упомянуть хорошо известный случай *античной оргии*, личинка которой отличается цветом пучков волос в зависимости от пола. R.M.]

142 [Я уже приводил основания подозревать, что зеленый цвет гусениц может быть обусловлен присутствием хлорофилла (или некоторых его производных) в их тканях (см. Статью Zoo. Соч. 1873, стр. 159). Это вещество, по-видимому, обладает высокой химической стабильностью, и, согласно Шотару, который обнаружил его в неизмененном состоянии в тканях некоторых насекомых, питающихся листьями, с помощью его спектра поглощения (“Comp. Rend.” 13 января 1873 г.), он сопротивляется пищеварительным процессам животных (Ann. Ch. Phys. [5], iii., 1-56). Если эта точка зрения будет подтверждена будущими наблюдениями, мы должны рассматривать зеленую окраску гусениц как полученную в процессе защиты от изменчивости фитофагов под действием естественного отбора; и отсутствие цвета у внутренних питателей, о котором говорилось выше, лишь во вторую очередь связано с отсутствием света и зависит в первую очередь от отсутствия хлорофилла в их пище. В связи с этим я могу привести тот факт, что несколько видов*Nepticula* (*N. Oxyacanthella*, *N. Viscerella*и др.) зеленые, хотя они живут в галереях листьев, где этот цвет вряд ли может служить защитой; но их пища (боярышник и вяз) содержит хлорофилл. См. также примечание130, стр. 293. Крайне необходимы дальнейшие исследования в этом направлении. P.M.]

143 [То же самое относится к *Pseudoterpna Cytisaria*, также питающейся ракитником в то же время года. Наиболее поразительные случаи адаптивного сходства, обусловленного продольными полосами, можно обнаружить у питающихся елями и соснами видов,

принадлежащих к самым разнообразным семействам (*Hyloicus Pinastri*, *Trachea Piniperda*, *Fidonia Piniaria*и др.), которые наиболее превосходно скрыты среди игловидных листьев.

144Географическое распространение темной формы указывает на то, что и в случае этого вида упомянутая форма заменяет желтую (зеленую) разновидность. В то время как в центральной Европе (Германия, Франция, Венгрия) темная форма встречается крайне редко, на юге Испании эта разновидность, как я узнал от доктора Нолла, почти так же распространена, как желтая. Я также слышал от доктора Штаудингера, что в Южной Африке (Порт-Натал) более распространена темная форма, хотя там встречаются золотисто-желтые и, реже, зеленые разновидности. Я видел гусеницу и нескольких мотыльков из Порт-Наталя, и все они в точности совпадают с нашими. Таким образом, вытеснение зеленой (желтой) формы сортом, адаптированным к темной почве, по-видимому, происходит быстрее в теплом, чем в умеренном климате. [Англ. ред. доктор Нолл пишет мне из Франкфурта, что гусеница *Acherontia Atropos* на юге Испании, как у нас, прячется днем не в земле, а на стеблях под листьями. “В Кадисе, на жарком песчаном берегу, *Solanum violaceum* вырастает до трех футов в высоту, и на одном растении я часто находил более дюжины *личинок* Atropos, покоящихся с втянутой головой. Легко понять, почему боковые полосы синие, если посмотреть на южноевропейские *пасленовые*, на которых эта личинка чувствует себя как дома. *Solanum violaceum* едва ли зеленый: фиолетовые оттенки чередуются с коричневыми, зелеными и желтыми по всему растению, а между ними появляются цветки с желтыми пыльниками и золотисто-желтые ягоды размером с зеленую смородину. Таким образом, многочисленные шипы длиной в дюйм, между которыми гусеница держится на стебле, меняют цвет с фиолетового на оттенки синего, красного, зеленого и желтого”.]

145 [Замечания м-ра Дж. П. Мэнсела Уила о повадках некоторых глазчатых S. African Sphinx-larvae см. в примечании 129, стр. 290. R.M.]

146 [Некоторые эксперименты с гусеницей *C. Elpenor*, подтверждающие эти результаты, были проведены леди Верней. См. “Хорошие слова”, декабрь 1877 г., стр. 838. R.M.]

147 [Таким образом, некоторые наблюдатели предположили, что глазные пятна на *Ch. Nerii* являются имитацией цветов барвинка, одного из его пищевых растений. См., например, “Научные лекции” сэра Джона Лаббока, стр. 51. R.M.]

148 “О насекомых и насекомоядных птицах", пер. Ent. Soc. 1869, стр. 21.

149 *Там же.*, стр. 27.

150 [Господа . Вейр и Батлер сообщили мне, что они не экспериментировали с личинками сфинксов. R.M.]

151 [Похоже, что тошнотворный характер этих последних бабочек в определенной степени сохраняется и после смерти, поскольку я обнаружил, что в старой коллекции, уничтоженной клещами, наименее изуродованными экземплярами были виды *Danais* и *Euplæa*, роды, которые, как известно, неприятны при жизни и служат образцами для мимикрии. См. Proc. Ent. Soc. 1877, стр. xii. R.M.]

152 [Это подтверждает мнение, высказанное в предыдущем примечании 129, стр. 290, о том, что гротескная поза и хвостовые щупальца предназначены скорее для защиты от ихневмонов, чем от более крупных врагов. R.M.]

153 Эти эксперименты, как уже упоминалось выше, проводились не с обыкновенной немецкой ящерицей (*Lacerta Stirpium*), а с крупной южноевропейской *Lacerta Viridis*.

154 Так, Буадуваль утверждает об этой гусенице, которая в Провансе обитает на *Euphorbia esula* и родственных видах: “Ее сходство со змеей и блестящая окраска позволяют легко обнаружить ее”. Это было написано в 1843 году, задолго до того, как появилась мысль о естественном отборе.

155 Или какой-нибудь другой вымерший вид, отмеченный аналогичным образом.

156 [См. Замечания Дарвина о том, что борьба за жизнь наиболее жестока между особями и разновидностями одного и того же вида “Происхождение видов”, 6-е изд., стр. 59. R.M.]

157 [Сравните это с замечаниями Дарвина об “аналогичных вариациях”, “Происхождение видов”, 6-е изд., стр. 125. R.M.]

158 “Zoologische Studien auf Capri. II. Lacerta muralis cærula, ein Beitrag zur Darwin’schen Lehre.” Leipzig, 1874. [Тема изменения окраски ящериц много обсуждалась в журнале “Nature” с момента публикации вышеупомянутого эссе; см. Том xix, стр. 4, 53, 97 и 122, и том xx, стр. 290 и 480. R M.]

159 “Über die Berechtigung der Darwin’schen Theorie.” Leipzig, 1868. Смотрите также предыдущее эссе “О сезонном диморфизме бабочек”, стр. 112-116.

160 [Г-н А. Г. Батлер недавно выдвинул точку зрения, что это семейство не является родственным *Sphingidae*, но связано, с одной стороны, с *Pyrales*, а с другой - с *Gelechiidae*. Смотрите его статью “О естественном родстве семейства чешуекрылых *Egeriidae*”, пер. Ent. Soc. 1878, стр. 121. R.M.]

161 Я в долгу перед моим уважаемым коллегой, профессором. Гестекер, за информацию об этом образце.

162 Кат. Представитель. Ост-Индская компания, стр. VIII.

163 Такой остаток отчетливо виден у *S. Ocellatus*: см. рис. 70, стр. VII.

164 [Здесь также напрашивается вопрос о том, почему *спинная* линия не должна была быть первичной продольной полосой, учитывая, что такая маркировка почти естественным образом образуется у многих гусениц пищей в пищеварительном тракте; или, другими словами, почему естественный отбор не воспользовался таким очевидным способом получения полосы в случаях, когда это было бы выгодно? В ответ на это я могу заявить, что у большого числа видов таким образом стала использоваться линия спины; но в случае крупных гусениц, отдыхающих среди листвы, можно легко увидеть, что светлые боковые (*m.e.* субдорсальные) полосы более эффективны для нарушения однородности тела, чем линия спины, лишь немного более темная, чем общий основной цвет. Боковые линии на самом деле видны из *двух направлений пространства*. Если гусеницу, отмеченную таким образом, поместить на ветку, эти линии будут

видны, когда мы посмотрим на спину существа или по обе стороны от него. Следовательно, то, что субдорсальные являются первичными линиями, как показали наблюдения доктора Вейсмана за онтогенезом многих*сфингид*, вполне согласуется с точкой зрения о том, что они были созданы естественным отбором. R.M.]

165 “Die Darwin’sche Theorie. Elf Vorlesungen über die Entstehung der Thiere und Pflanzen durch Naturzüchtung.” 2nd ed., Leipzig, 1875, p. 195.

166 [У следующих видов, уже упомянутых в предыдущих примечаниях, косые полосы ограничены на верхних конечностях заметной подкорковой линией:—*Acosmeryx Anceus*, Cram.; *Sphinx Cingulata*, Fabr.; *Pachylia Ficus*, Linn.; *P. Syces*, Hübn. У*Pseudosphinx Cyrtolophia*, Butl., косые белые полосы, красиво оттененные розовым, переходят в белую, окаймленную розовым линию спины, так что при взгляде сверху отметины напоминают среднюю жилку и боковые жилки листа и, вероятно, специально приспособлены для этой цели. R.M.]

167 [Линия спины, а также косые полосы присутствуют у гусеницы *Smerinthus Tartarinovii*, Ménét.; и у *Ambulyx Gannascus*, Stoll., косые полосы ограничены сверху подпорзальной линией, как у видов, названных в предыдущем примечании. R.M.]

168 Кат. Представитель. Ост-Индская компания, пл. XI.

169 [Сравните это с “Происхождением видов” Дарвина (1-е изд., стр. 440), где утверждается, что, когда животное на каком-либо этапе своего эмбрионального развития активно и должно само себя обеспечивать, “период активности может наступить раньше или позже в жизни; но всякий раз, когда он наступает, адаптация личинки к условиям ее жизни столь же совершенна и прекрасна, как и у взрослого животного. Из-за таких особых приспособлений сходство личинок или активных эмбрионов родственных животных иногда сильно затемняется”. P.M.]

170 [О применении Фрицем Мюллером этого принципа к определенным группам бразильских бабочек см. Приложение II. к этой Части. P.M.]

171 [Небольшая изменчивость окраски этой куколки поднимает интересный вопрос о фотографической чувствительности этого и других видов, которая, как утверждается, заставляет их ассимилироваться по цвету с поверхностью, на которой личинка подвергается своему окончательному экдизису. Некоторые эксперименты по этому предмету были записаны мистером Т. У. Вудом, Proc. Ent. Soc. 1867, стр. xcix, но область все еще почти не исследована. R.M.]

172 “Über den Einfluss der Isolirung auf die Artbildung.” Leipzig, 1872, p. 20.

173 В некоторых случаях *Deilephila Lineata* также видели днем парящей над цветами.

174 Это правда, что я вырастил только один выводок, но из него было получено пятьдесят особей. Было бы интересно узнать, распространена ли эта разновидность гусеницы по всей Южной Европе.

175 В этом смысле Лаббок говорит: “Очевидно, что существа, которые, подобно большинству насекомых, живут в течение последовательных периодов своего существования в очень различных условиях, могут претерпевать значительные изменения в своей личиночной организации вследствие сил, действующих на них в этом состоянии; конечно, не без

воздействия, *но определенно без воздействия в какой—либо соответствующей степени*, на их конечную форму". — "Происхождение и метаморфозы насекомых", Лондон, 1874, стр. 39.

176 "Grundzüge der Zoologie," 1875.

177 [Чешуекрылым, конечно, известно, что даже эти различия не являются абсолютными, поскольку нельзя назвать ни одного признака, который также не встречается у определенных мотыльков. Определение в данном случае, как и в отношении большинства других групп животных и растений, носит лишь общий характер. См., например, "Введение в классификацию насекомых" Вествуда, том ii. стр. 330-332. Также некоторые замечания К. В. Райли в его "Восьмом ежегодном отчете" о насекомых Миссури, 1876, стр. 170. Что касается усиков как отличительного признака, см. Статью мистера А. Г. Батлера в "Науке для всех", 1880, часть xxvii. стр. 65. R.M.]

178 Род *Morphinae, Discophora*, обладает волосками, очень похожими на волоски рода *Cnethocampa*, принадлежащего к *Bombycidae*.

179 [Личинки родов 14, *Phyciodes* и 35, *Crenis*, также колючие. Смотрите "Butt. of N. Amer" Эдвардса, том ii. для рисунков гусеницы из*Phyc. Tapoc*: заметки о личинках *Crenis Natalensis* и *C. Boisduvali* см. в статье У. Д. Гуча "Энтомолог", том xiv. стр. 36. Личинки рода 55, *Ageronia*, также колючие. (См. Рисунок Бурмейстера*A. Аретузы*, "Lep. Rép. Arg.", стр. V. Рис. 4). Личинки рода 98, *Aganisthos*, также кажутся несколько колючими (см. Рисунок Бурмейстера *A. Orion*, *лок. цит. по* Pl. V. Рис. 6), и это поднимает вопрос о том, правильно ли расположен род в его нынешнем положении. Личинки следующих родов, фигурирующих в книге Мура "Чешуекрылые Цейлона", части i и ii, все колючие: -6, *Cirrochroa* (стр. XXXII); 7, *Cynthia* (стр. XXVI.); 27, *Каллима* (стр. XIX.); и 74, *Партенос* (стр. XXIV.). Многие виды гусениц, которые являются колючими во взрослом возрасте, кажутся бесхребетными или лишь слегка опушенными в молодом возрасте. Посмотрите на рисунки Эдвардса, изображающие *Фаэтона*Мелитеи, *Аргинис Дианы* и *Phyc. Tapoc* (*лок. цит. по*) и его описание личинки *Arg. Кибела*, "Канада. Энтом". том xii. стр. 141. Таким образом, колючий покров, по-видимому, является признаком, приобретенным в сравнительно недавний период филетического развития. R.M.]

180 [Личинки 110-го рода, *Paphia*, Fabr. (*Anæa*, Hübn.) также имеют гладкую кожу. Смотрите рисунок Эдвардса (*loc. cit.* vol. i. Pl. XLVI.) о *P. Glycerium*. Также "Второй ежегодный отчет" К. В. Райли о насекомых Миссури, 1870, стр. 125. Бурмейстер изображает личинку вида*Prepona* (род 99), которая гладкая (*P. Demophon*, *loc. cit.* Пл. V. Рис. 1). Рога на голове *апатуры*и др., возможно, являются остатками прежнего состояния с шипами. R.M.]

181 "Краткий обзор описанных чешуекрылых Северной Америки". Вашингтон, 1862.

182 "Catalog der Lepidopteren des Europäischen Faunengebietes." Dresden, 1871.

183 Систематики считают, что эта группа молей ("Schwärmer") имеет очень разную протяженность; когда я здесь включаю в нее только *собственно* proper and the *Sesiidæ*, я ни в коем случае не игнорирую основания, свидетельствующие в пользу большего расширения группы; последнее не ограничено жестко. [Сходство с*сесиидами* (*Egeriidae*) ни в коем случае четко не определено: представляется вероятным, что они не связаны с *сфингидами*. См. примечание 160, стр. 370. R.M.]

184 [Наблюдения г-на А. Г. Батлера о роде *Acronycta* см. в “Trans. Ent. Soc.” 1879, стр. 313; и примечание 68, стр. 169настоящего тома. R.M.]

185 [Следующие символы приведены в “Руководстве по британским бабочкам и мотылькам” Стейнтона, том i, стр. 114: —“Личинка очень разнообразной формы: на одном конце мы находим единственную *Cerura* личинку всего с четырнадцатью ногами и двумя длинными выступающими хвостами из последнего сегмента; на другом конце у нас есть личинки с шестнадцатью ногами и без особенностей формы, такие как *Chaonia* и *Bucephala*; однако у большинства из них есть особенность удерживать задний сегмент части тела выпрямлены в состоянии покоя; обычно совершенно голые, хотя у*буцефалы* покрыты пушком, у *куртулы*довольно волосатые; очень часто имеются выступы на задней части двенадцатого сегмента”.

186 Энцыл. Мет. ix. стр. 310.

187 [Род *Vanessa* (в широком смысле), по-видимому, находится в замечательном состоянии того, что можно назвать филетической сохранностью. Таким образом, группа видов, родственных *V. C.-album,* переходит почти незаметными шагами в группу бабочек, типичными для которых являются наши “Черепаховые панцири”. Ниже приведен список некоторых промежуточных видов в их переходном порядке:—*I.-album*, *V.-album*, *Faunus*, *Comma*, *California*, *Dryas*, *Polychloros*, *Xanthomelas*, *Cashmirensis*, *Urticae*,*Milberti* и т.д. Аналогично, наша *Аталанта* и *Кардуи* соединены рядом промежуточных форм, демонстрирующих полный переход от одной к другой. Насколько я с ними знаком, порядок видов следующий: *Аталанта*, *Дежании*, *Каллироэ*, *Таммеамеа*, *Миринна*, *Хантера*, *Терпсихора*, *Карье*, *Кершави* и *Кардуи*. R.M.]

188 “Prodromus Systematis Lepidopterorum.” Regensburg, 1864.

189 [Личинка *Acherontia Morta*, изображенная Батлером (см. Примечание 121, стр. 262), обладает характерно загнутым рогом; личинка *Медузы*, изображенная тем же автором, по-видимому, не обладает этим признаком в какой-либо заметной степени. R.M.]

190 [См. примечание 97, стр. 233. R.M.]

191 *Источник, цит. по.* Pl. XXV. [Батлер относит этот вид к роду *Paonias*, Hübn. R.M.]

192 Эббот и Смит, стр. XXIX. [Помещен Батлером в род *Cressonia*, Гроте и Робинсоном. Эббот и Смит утверждают, что эта личинка иногда бывает зеленой. По словам г-на Германа Штрекера (Lepidop. Rhopal. и гетеро, Рединг, Пенсильвания, 1874, стр. 54) питается черным грецким орехом (*Juglans Nigra*), гикори (*Carya Alba*) и железным деревом (*Ostria Virginica*). Из североамериканских видов *Smerinthus* следующие, помимо *Excæcatus*, очень похожи на наших *Ocellatus*:—*S. (Каласимвол) Geminatus*, скажем; *(C.) Cerisii*, Kirby; и *Ophthalmicus*, Boisd. В дополнение к *S. (Cressonia) Juglandis*, *S. (Triptogon) Modesta* очень напоминает наших *Populi*. Личинка *Geminatus*, по словам Штрекера, “бледно-зеленая, самая светлая сверху, с желтыми боковыми гранулированными полосами; хвостовой рог фиолетовый; стигматы красные. Он питается ивой”. P.M.]

193 Кат. Брит. Муз.

194 [Согласно Герману Мюллеру, это удлинение настоящих ног является имитационным и придает передней части гусеницы сходство с пауком. См. примечание 129, стр. 290. R.M.]

195 [Некоторые бабочки кажутся сумеречными, если не ночными по своим привычкам. Так, в своих “Заметках о чешуекрылых Натала” мистер У. Д. Гуч утверждает, что он никогда не видел *Melanitis*, *Leda* или *Gnophodes Parmeno* летящими днем, но обычно в течение часа после захода солнца. Он добавляет: “Мой сахар всегда привлекал их беспрепятственно, даже до 10 или 11 часов вечера”. Тот же наблюдатель также заявил, что многие виды *гесперид* ведут сумеречный образ жизни. См. “Энтомолог”, том xvi. стр. 38 и 40. R.M.]

196 Я делаю это предположение только ради простоты, а не потому, что убежден, что существующие *Rhopalocera* на самом деле являются древнейшей группой чешуекрылых.

197 Zeitschrift für wissenschaftl. Зоология, том xx. стр. 519.

198 [См., например, “Происхождение и метаморфозы насекомых” Лаббока, глава iii.; и “Сравнительная эмбриология” Ф. М. Бальфура, том i, 1880, стр. 327-356. Эта последняя работа содержит замечательное *резюме* наших знаний об эмбриональном развитии насекомых на момент публикации. R.M.]

199 Разве 4-й, 11-й и 12-й сегменты не лишены зачатков ног, как у личинок всех существующих пилильщиков? Я мог бы почти заключить это из рисунков Бютчли (см., Например, стр. XXV., рис. 17A).

200 [Личинки перепончатокрылых, образующиеся в виде личинок, подобно личинкам всех других голометаболических насекомых, представляют собой, таким образом, приобретенную дегенеративную стадию развития, *то есть* адаптацию к условиям жизни на этой стадии. Принимая во внимание процитированные выше наблюдения Бютчли и гусеницеобразную форму личинок группы перепончатокрылых, следующие замечания Бальфура (*цитата*, стр. 353) кажутся весьма наводящими на размышления: “Хотя в целом ясно, что личиночные формы насекомых не могут пролить много света на природу предков насекомых, тем не менее мне кажется вероятным, что такие формы, как гусеницы чешуекрылых, не лишены смысла в этом отношении. Легко представить, что даже вторичная личиночная форма могла образоваться в результате удлинения одной из эмбриональных стадий; и общее сходство гусеницы с *Peripatus* и сохранение у нее заднегрудочных придатков являются фактами, которые, по-видимому, подтверждают этот взгляд на происхождение формы гусеницы ”. См. Также сэра Джона Лаббока, *loc. cit.*, стр. 93 и 95. R.M.]

201 [В самых последних работах, посвященных этому отряду, выделяются шесть групп, основанных на характере воображаемых, а именно:—*Tubulifera*, *Terebrantia*, *Pupivora*, *Heterogyna Fossores* и *Mellifera*. (См., например, “Зоологическую классификацию” Ф. П. Паско, 2-е изд., стр. 147.) Из этих групп все личинки *Terebrantia*, ограниченные таким образом, относятся к типу гусениц (*Tenthredinidae* и *Siricidae*), в то время как личинки других групп имеют форму личинок. Описание развития замечательной аберрантной личинки*Platygaster*см. у Ганина в Zeit. f. wissenschaftl. Зоол., том xix. 1869. P.M.]

202 [О недавних исследованиях строения грудной клетки двукрылых см. Статью г-на А. Хаммонда в журнале Journ. Linn. Soc., Зоология, том xv. стр. 9. R.M.]

203 Я знаком с тем фактом, что два подотряда настоящих двукрылых, короткорогие (*Brachycera*) и длиннорогие (*Nemocera*), не ограничены резко; и я также хорошо знаком с тем обстоятельством, что существуют формы, которые соединяют два личиночных типа. Связующие формы воображаемых, однако, не всегда совпадают с промежуточными личиночными формами, так что здесь возникает второе и очень поразительное несоответствие морфологического родства, которое зависит только от того обстоятельства, что одна стадия разошлась по форме более широко, чем другая, из-за большего расхождения в условиях жизни. Трудность в этих случаях усугубляется тем, что к истинному родству форм путем конвергенции добавляется кажущееся, так что без вдавания в точные детали невозможно различить форму и генеалогические родства двукрылых. Провести это расследование было бы очень интересно по другим причинам, и я надеюсь, что смогу найти время для этой цели в какой-нибудь будущий период.

204 “Entwicklung der Dipteren.” Leipzig, 1864.

205 Лаббок заключает из наличия грудных ножек у эмбриональной личинки пчел, что они произошли от личинки типа *Campodea*, но он упускает из виду тот факт, что зачатки брюшных ножек также присутствуют; *loc. cit.*, стр. 28.

206 “Für Darwin,” Leipzig, 1864, p. 8.

207 Член Академии наук Пибоди. , том i. № 3.

208 Verhandl. Wien. Зоолог. Ботаник. Gesellsch. 1869, p. 310.

209 Über Ontogenie und Phylogenie der Insekten. Eine akademische Preisschrift. Jen. Zeitschrift. Bd. x. Neue Folge, iii. Heft 2. 1876. [Некоторые замечания Ф. М. Бальфура о происхождении определенных личиночных форм уже цитировались в предыдущем примечании (стр. 485). Далее этот автор заявляет: “Тот факт, что в большинстве случаев можно проследить тесную связь между окружением личинки и ее организацией, самым ясным образом доказывает*, что признаки большинства существующих личиночных форм насекомых обязаны своим происхождением вторичным адаптациям*. Несколько примеров проиллюстрируют этот момент: —При простейших типах метаморфоз, *например, у* настоящих прямокрылых, личинка имеет точно такие же привычки, как и взрослая особь. Мы обнаружили, что форму гусеницы принимают личинки-фитофаги среди чешуекрылых, перепончатокрылых и жесткокрылых. Там, где личинке не приходится отправляться на поиски своей пищи, принимается личинообразная аподозная форма. Существование такой аподозной личинки особенно поразительно у перепончатокрылых, поскольку зачатки грудных и брюшных придатков присутствуют у эмбриона и снова исчезают у личинки.... Из вышесказанного следует, что развитие таких форм, как Orthoptera genuina, более примитивно, чем развитие голометаболичных форм и т. Д.” Сравнительная эмбриология, т. 1, с. 352. R.M.]

210 [*Aphaniptera* В настоящее время признаны в этой стране подотрядом двукрылых. Смотрите, например, “Анатомию беспозвоночных животных” Хаксли, стр. 425, и “Зоологическую классификацию” Паско, 2-е изд., стр. 122. R.M.]

211 [Эта иллюстрация, конечно, применима только к старому разделению Перепончатокрылых на *Terebrantia* и *Aculeata*. См. также примечание 201, стр. 488. R.M.]

212 [Англ. изд. Этот закон, возможно, несколько ограничен, поскольку теоретически возможно, что организм может быть способен приспосабливаться к сходным условиям жизни различными способами; различия формы, таким образом, могут иногда зависеть от различий в адаптации, а не от различий в условиях жизни, или, как я выразился ранее, нет необходимости всегда допускать только *один* наилучший способ адаптации.]

213 [Следует понимать, что слово, передаваемое здесь и в других местах по всей этой работе как “трансформация”, следует понимать не в узком смысле метаморфозы, а как имеющее гораздо более широкое значение изменения любого рода, произведенного организмом. Метаморфоза на самом деле является лишь одной из фаз трансформации. P.M.]

214 От редактора.

215 Г-н К. В. Райли в своих превосходных “Годовых отчетах”, которые уже цитировались в предыдущих примечаниях, утверждает, что личинки *Agrotis Inermis*, *Leucania Unipuncta* (армейского червя) и *L. Albilinea* все являются петлителями, когда только что вылупились. (См. Первый доклад, стр. 73; Восьмой доклад, стр. 184; и Девятый доклад, стр. 53.)

216 Следующие виды, не упомянутые в предыдущей части этой работы, приведены Семпером (Beit. zur Entwicklungsgeschichte einiger ostasiat. Schmet.; Verhandl. d. k.k. zoo. bot. Gesell. в Вене, 1867):—*Panacra Scapularis*, Ходить.; *Chærocampa Clotho*, Друри; и *Diludia (Macrosila) Discistriga*, Ходить. Ниже приведены рисунки Буадуваля и Гене. (Спец. Gén. 1874):—*Smerinthus Ophthalmicus*, Буа.; *Sphinx Jasminearum*, Буа.; *S. (Hyloicus) Plebeia*, Fabr.; *S. (Hyloicus) Cupressi*, Boisd.; *S. (Pseudosphinx) Catalpæ*, Boisd.; *Philampelus Jussiuæ*, Hübn. (= *Sphinx Vitis*, Linn.?); и*Ceratomia Amyntor*, Hübn. Поскольку работы Эббота и Смита, а также Хорсфилда и Мура были исчерпаны доктором Вайсманном, совершенно нет необходимости расширять это примечание, приводя список видов, описанных этими авторами.

217 Тот же вывод уже был сделан в отношении *Другого*Птерогона (Прозерпины), см. стр. 257, 258.

218 Это, конечно, был бы *четвертый* сегмент, если голову считать первым, как на континенте.

219 “Второй годовой отчет”, 1870, стр. 78.

220 “Энтомолог”, том xiv. стр. 7.

221 Что касается привычек *C. Capensis* (стр. 531), то впоследствии мистер Тримен сообщил мне, что этот вид не прячется днем, так что диморфизм можно рассматривать как признак, сохранившийся с более раннего периода и адаптированный к нынешним условиям жизни.

222 “Космос”, декабрь 1877 г., стр. 218. Статья представлена здесь главным образом с целью проиллюстрировать важный случай неконгруэнтности среди куколок чешуекрылых.

223 [Маракуя, местное название Пассифлоры. R.M.]

224 См. стр. 448.

225 Verhandl. Schweiz. Naturforsch. Gesellschaft. Einsiedeln, 1868.

226 [Англ. изд. В 1878 году сеньор Хосе М. Веласко опубликовал статью, озаглавленную “Описание метаморфоза. y costumbres de una especie nueva del genero *Siredon*.” Запомнить. Мексиканский национальный университет естественной истории, 26 декабря. Смотрите Приложение к этому эссе.]

227 Америка Даны и Силлимана. Журнал., 3-я серия, i. стр. 89. Анналы Нац. История. vii. стр. 246.

228 Proc. Zoo. Соч. 1870, стр. 160.

229 Сост. Изд., т. lx. стр. 765 (1865).

230 Nouvelles Archives du Muséum d’Histoire Nat. Париж, 1866, том ii. стр. 268.

231 Текст. Boston Soc., vol. xii. p. 97; Silliman's Amer. Journ., vol. xlvi. стр. 364; ссылка дана в “Jahresbericht Трошеля” за 1868 год, стр. 37.

232 Proc. Boston Soc., том xii. стр. 97; Silliman's Amer. Journ., vol. xlvi. стр. 364. Я не смог получить копию этого документа и процитирую ссылку в “Jahresbericht Трошеля”. См. предыдущее примечание.

233 Американки Дана и Силлиман. Journ. См. примечание 3.

234 Труды. Акад. Филадельфия. xix. 1867, стр. 166-209.

235 Mém. Акад. Петербург. том XVI.

236 [Англ. изд. Зайдлиц является исключением, поскольку в своей работе о партеногенезе (Лейпциг, 1872, стр. 13) он утверждает, что “У аксолотля педогенез, который в данном случае ... не моногамный, а половой и даже гинекогенетический, уже стал настолько постоянным, что, возможно, полностью вытеснил ортогенетическое размножение”.]

237 Über den Einfluss der Isolirung auf die Artbildung. Leipzig, 1872, p. 33.

238 Дюмериль изображает зубы *сошника*, отделенные от зубов *небного* язычка промежутком. Вероятно, это случайно, поскольку Гегенбаур (Фридрих ум. Гегенбаур, череп аксолотля, Вюрцбург, 1849) изображает ряды зубов как переходящие от одной кости к другой без перерыва. Так было в случае с аксолотлями, которых я смог изучить по этому вопросу; но это небольшое расхождение, однако, совершенно несущественно для рассматриваемого здесь вопроса.

239 See O. Hertwig “Über das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle.” Archiv. für microsc. Анат., том xi. Дополнение, 1874.

240 [Англ. ред.] С тех пор эти амблистомы исчезли и были подробно описаны доктором Видерсхаймом. See his memoir, “Zur Anatomie des *Amblystoma Weismanni*,” in Zeit. für wiss. Зоол., т. xxxii. с. 216.]

241 См. Strauch, *цит. по:* стр. 10.

242 См. Часть Iэтого тома.

243 [Это принцип “Вырождения“, признанный Дарвином (см. ”Происхождение видов“, 6-е изд., стр. 389, и ”Происхождение человека", т. i, стр. 206), и получивший более полное выражение у доктора Антона Дорна (см. Его работу, озаглавленную “Пружина развития и принцип функционирования механизмов”. Leipzig, 1875). Большое количество случаев было сведено воедино профессором Э. Р. Ланкестером в его недавней интересной работе “Дегенерация, глава в дарвинизме”. Серия Nature, 1880. R.M.]

244 “Sulla Larva del *Triton Alpestris*.” Archivio per la Zoologia. Genova e Torino, 1861, vol. i. pp. 206–211.

245 См. также Лаббока “О происхождении и метаморфозах насекомых”, Лондон, 1874.

246 См. Первое эссе “О сезонном диморфизме бабочек”, стр. 82.

247 [Англ. изд. Мне часто возражали, что существующий аксолотль - это не форма, возникшая в результате атавизма, а случай "замедленного роста”. Выражение “атавизм”, безусловно, следует понимать здесь в несколько ином смысле, чем, например, в случае возврата существующего аксолотля к форме амблистомы. Далее, я сам настаивал на том, что в первом случае филетическая стадия, на которой произошла реверсия, все еще полностью сохраняется в онтогенезе каждой особи, в то время как стадия амблистомы была утрачена в онтогенезе аксолотля. Следовательно, если мы применяем термин “атавизм” только к таким признакам или стадиям (*m.e.* комплексам признаков), которые больше не сохраняются в онтогенезе, мы не можем таким образом обозначить нынешнюю остановку аксолотля на перенибранхиальной стадии. Такое ограничение слова, однако, представляется мне мало желательным, поскольку процесс идентичен в обоих случаях, *m.e.* он зависит от одного и того же закона наследственности, в соответствии с которым состояние, ранее имевшее место как филетическая стадия, внезапно возникает вновь в результате чисто внутренних процессов. Это правда, что реверсия не является *полной*, *m.e.* нынешний половозрелый аксолотль не во всех деталях соответствует своим многолетнежабернозным предкам. Поскольку Видерсхайм показал, что существующий аксолотль обладает межчелюстной железой, это можно утверждать с уверенностью. Эта железа встречается только у *наземных* амфибий и, следовательно, возникла в форме амблистомы, а затем вторично перешла в личиночную стадию. Тем не менее, нынешний аксолотль должен напоминать своих перенибранхиальных предков по большинству других признаков, и у нас было бы больше прав говорить о возврате к перенибранхиальной стадии, поскольку мы говорим также о возврате отдельных признаков. К этому следует добавить, что аксолотль не совсем соответствует личинке амблистомы, поскольку Видерсхайм показал, что пространство для межчелюстной железы присутствует, но что сама железа ограничена несколькими трубками, которые никоим образом не заполняют это пространство. (“Das Kopfskelet der Urodelen.” Трансформироваться. Jahrbuch, vol. iii. p. 149). Выражение “замедленный рост” мало что говорит, если в то же время причина задержки остается неустановленной. Но что может быть причиной того, что вся организация остается неподвижной на перенибранхиальной стадии, а половые органы лишь претерпевают дальнейшее развитие? Несомненно, только тот закон или сила наследственности, известные по своим следствиям, но неясные в отношении своих причин, благодаря которым старые филетические стадии иногда внезапно появляются вновь, или, другими словами, та сила, благодаря которой происходит реверсия. Не следует забывать, что все эти случаи “личиночного размножения” у земноводных возникают внезапно. Современная половозрелая форма

аксолотля возникла не в результате постепенного снижения половой зрелости в онтогенезе от поколения к поколению, а в результате появления отдельных особей, достигших половой зрелости на перенибранхиальной стадии, которые имеют преимущество перед *амблистомами* в борьбе за существование в изменившихся климатических условиях.

Допуская реверсию, мы прекрасно объясняем, почему остановка на перенибранхиальной стадии может быть связана с полным развитием половых органов; предположение о ”остановленном росте" оставляет эту комбинацию признаков совершенно необъясненной. Более того, я придерживаюсь мнения, что выражения “замедленный рост” или “реверсия” не имеют большого значения, пока ясен сам вопрос.]

248 См. “Антропогению” Геккеля, стр. 449.

249 “Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels,” Leipzig, 1875.

250 Бык. Соч . Neuchâtel. vol. viii. c. 192. Ссылка дана в “Jahresbericht Трошеля” за 1869 год.

251 Sitzungsberichte d. math. физ. Klasse der Akad. d. Wiss. zu München, 1875. Bec i.

252 Комп. Rend. vol. lxviii. стр. 938 и 939.

253 Archiv f. Naturgeschichte, 1867.

254 Сост. Изд. т. v. 1870, стр. 70.

255 Бык. Соч . Neuchâtel. vol. viii. c. 192. Ссылка дана в “Jahresbericht Трошеля” за 1869 год.

256 [Англ. изд. В немецком издании этой работы упоминалось, что весной 1876 г. самка амблистомы из Ботанического сада в Париже отложила яйца (см. Бланшара в Комп. Rend. 1876, № 13, с. 716). Были ли эти яйца оплодотворенными и развивались ли они, тогда не было известно. Однако в то время было ясно настолько многое, что даже если бы это было так, размножение этой амблистомы было бы лишь *исключительным* случаем. В то время в Ботаническом саду имелись амблистомы, которые хранились более десяти лет, и только в одном случае было зафиксировано отложение яиц, и это только у одного экземпляра. То, что я был прав, говоря о “стерильности” этих амблистом, несмотря на это единственное исключение, подтверждается последним сообщением из Ботанического сада. Мы узнаем из этого (Комп. Rend. № 14, июль 1879 г., стр. 108), что в 1877 и 1878 годах ни одна из амблистом больше не откладывала яиц, хотя были предприняты все средства для продолжения рода. В апреле 1879 года одна самка снова отложила яйца, а в мае - вторая. Эти яйца, несомненно, развились, как и яйца 1876 года, и дали головастиков. Следовательно, эти амблистомы не абсолютно, но действительно относительно стерильны. В то время как аксолотль размножается регулярно и свободно каждый год, это происходит с амблистомой, но редко. Степень их стерильности может быть установлена лишь приблизительно, когда мы узнаем количество амблистом, которые с тех пор хранились в Ботаническом саду. К сожалению, ничего не было сказано по этому поводу.]

257 Происхождение видов, 6-е изд., стр. 252.

258 У растений также реверсивные формы проявляют стерильность в разной степени. Мистер Дарвин обратил мое внимание на тот факт, что пелорические (симметричные) цветки, которые иногда появляются как атавистические формы у *Corydalis solida*, частично стерильны, а

частично фертильны. То, что при других причинах бесплодия, и прежде всего при незаконнорожденности, репродуктивная способность теряется в самой различной степени, было известно со времен знаменитых наблюдений Кельройтера и Гертнера. [Англ. изд. Орхидея (*Catasetum tridentatum*) имеет раздельный пол, а мужские цветки (*Myanthus barbatus*) значительно отличаются от женских (*Monachanthus viridis*); кроме того, встречается форма с обоеполыми цветками, которую следует рассматривать как реверсию (*Cat. tridentatum*), и *она всегда стерильна*. Дарвин, "Оплодотворение орхидей", 2-е изд., стр. 199.]

259 Поскольку мы не знаем происхождения "парижского аксолотля", я должен ограничиться в следующих замечаниях *Siredon Mexicanus* (Шоу).

260 Mühlenpfordt, "Versuch einer getreuen Schilderung der Republik Mejico," Hanover, 1844, vol. ii. p. 252.

261 [Удельный вес морской воды (Атлантической), согласно определениям мистера Бьюкенена на борту "Челленджера", при температуре 15,56°C варьируется от 1,0278 до 1,0240. Содержание воды Мертвого моря составляет 1,17205. — "Химический словарь" Уоттса, том v., таблица, стр. 1017. R.M.]

262 *Цит. по.* стр. 252.

263 "Über die specifische Verschiedenheit des gefleckten und des schwarzen Erdsalamanders oder Molchs, und der höchst merkwürdigen, ganz eigenthümlichen Fortpflanzungsweise des Letzteren." Изида, Jahrg. 1833, стр. 527.

264 Упомянутые эксперименты не были обнародованы; я обязан за них письменному сообщению, любезно предоставленному уважаемым коллегой.

265 См. уже цитировавшуюся работу Мюленпфордта, том i.

266 В области ботаники о подобном случае уже сообщил Фриц Мюллер (Botan. Zeitung, 1869, p. 226; 1870, p. 149). Здесь мне будет позволено процитировать отрывок из письма, в котором доктор Мюллер обращает внимание на это интересное открытие. "В качестве доказательства возможности того, что реверсивная форма может снова стать устойчивым признаком у вида или у родственной формы в определенном районе, я могу сослаться на *Эпидендрум* острова Санта-Катарина. У всех орхидей (за исключением *Cypripedium*) развит только один пыльник; в очень редких случаях хорошо сформированные пыльники появляются в виде реверсий среди прерванных боковых пыльников внутренней завитушки. Однако в упомянутом*эпидендруме* они, однако, *всегда присутствуют*."

267 [Этот вид интересен как яйцеживородящий, детеныш проходит стадию жаброобразия в теле матери. Некоторые эксперименты, которые были частично успешными, были проведены фрейлейн В. Шовен с целью решить вопрос, можно ли продлить жаберную стадию, забирая личинок непосредственно у матери до рождения и держа их в воде. See "Zeit. für wissen. Зоопарк". том xxix., стр. 324. R.M.]

268 See Fatiot, "Les Reptiles et les Batraciens de la haute Engadine." Женева, 1873.

269 Я помню, в Верхнем Энгадине был особый вид консервированной говядины, которую готовили путем простой сушки на воздухе; также мумифицировали целые человеческие тела путем сушки на открытом воздухе, как это практикуется в Большом Сенбернаре.

270 “Faune des Vertébrés de la Suisse,” vol. iii. “Histoire Naturelle des Reptiles et des Batraciens.” Женева, 1873.

271 See Wiedersheim, “Versuch einer gleichenden Anatomie der Salamandrinen.” Würzburg, 1875.

272 See Gené, “Memorie della Reale Acad. di Torino,” vol. i.

273 *Rana esculenta* никогда не достигает альпийских регионов, поскольку этот вид не был обнаружен выше 1100 метров. (Фатио, *лок. цит. по*, стр. 318.)

274 См. также уже цитировавшуюся превосходную работу Мюленпфордта о Мексике, том i, стр. 69-76.

275 “Essai politique sur le Royaume de la Nouvelle Espagne,” 1805, p. 291.

276 [Выражение, использованное автором, а именно. “Дилювиальный период”, возможно, был бы более созвучен взглядам английских геологов, если бы его переводили как “плювиальный период”, тем самым указывая на период чрезмерных дождей, который, согласно мистеру Альфреду Тайлору, последовал за таянием великих ледников, накопившихся в течение последней ледниковой эпохи, и был следствием этого. Существует множество свидетельств того, что в течение последнего периода ледниковая активность распространялась на Северную Америку, по крайней мере, на юг до Никарагуа. См. Пояс в разделе “Ледниковый период в Северной Америке”, пер. С англ. Институт Новой Шотландии, 1866, стр. 93, и “Натуралист в Никарагуа”, стр. 259-265. R.M.]

277 [Англ. изд. С тех пор были опубликованы мемуары Сэмюэля Кларка, посвященные эмбриональному развитию *точечной амблистомы*Бэрда. Балтимор, 1879.]

278 [Англ. изд. See this author’s work, “Das Kopfskelet der Urodelen.” Leipzig, 1877, p. 149.]

279 [См. предыдущее примечание 52. R.M.]

280 См. примечание 226, стр. 566.

281 [Проф. Семпер также отмечает (“Жизнь животных”, примечание 47, стр. 430) относительно аксолотля озера Комо в Скалистых горах, который, по его словам, всегда превращается в *Amblystoma Mavortium*, что эта метаморфоза “происходит в воде, и амблистомы, пока они маленькие, на самом деле живут исключительно в воде, как я знаю по собственному опыту. Молодая амблистома, которую я долгое время поддерживал в живых, никогда не выходила из воды по собственной воле, в то время как одна почти вдвое крупнее живет полностью на суше и лишь время от времени принимает ванну. Он всегда попадает в воду, когда температура воздуха в подвале, в котором стоят мои аквариумы, опускается ниже температуры воды — примерно до 6 ° или 8 ° C. ” Это утверждение, по-видимому, предполагает, что влияние температуры может быть фактором, каким-то образом связанным с этими интересными случаями трансформации, и в любом случае было бы достойно экспериментального исследования. Некоторые дополнительные подробности, касающиеся *Siredon Lichenoides* озера Комо, были недавно

опубликованы г-ном У. Э. Карлином (Национальный музей США, июнь 1881 г.). Неглубокое озеро подпитывается постоянным потоком пресной воды, но вода в озере сильно соленая. Сиредоны никогда не попадают в пресноводный ручей, но в большом количестве скапливаются в щелочных водах озера. “Когда около ста пятидесяти были помещены в пресную воду, они, казалось, не испытывали никаких неудобств, но это оказало замечательный эффект, ускорив их превращение в форму амблистомы. Из равного количества особей, содержавшихся в пресной воде и в озерной воде, с первыми произошли значительные изменения через двадцать четыре часа, в то время как со вторыми никаких изменений не произошло после нескольких дней содержания в неволе. У тех, кого хорошо кормили в банках, обычно начинались небольшие изменения через две-три недели, и все они завершали превращение в Амблистому в течение шести недель, в то время как у некоторых, которых содержали, но специально не кормили, за три месяца произошло всего три изменения ”. (Nature, 25 августа 1881 г., стр. 388.) R.M.]

282 [Некоторые эксперименты по превращению ракообразного *Artemia Salina* в *A. Milhausenii* путем постепенного увеличения солености воды и, наоборот, превращения *A. Milhausenii* в *A. Salina* путем уменьшения солености воды были проведены Шманкевичем (Zeitschrift f. wiss. Зоол. xxv. Дополнение 103 и xxix. 429), но изменения, которые здесь происходят, гораздо менее значительны, чем в случае с аксолотлем. R.M.]

283 “Reden und kleinere Aufsätze, Th. II.: Studien aus dem Gebiete der Naturwissenschaften.” St. Petersburg, 1876, p. 81.

284 Это, очевидно, не означает, что натуралист не должен исследовать природные процессы и не только соотносить их, но и превращать в универсальную концепцию; это действительно и желательно, и необходимо, если мы хотим рассматривать естественные знания в их истинной ценности. Натуралист таким образом становится философом, и жизненная сила так называемого “натурфилософа” была вдохновлена не необходимостью исследования, а собственно философией.

285 [Здесь упоминается открытие синтеза мочевины, сделанное Велером в 1828 году (Pogg. Ann. xii., 253; xv. 619) путем молекулярной трансформации цианата аммония. С того периода химиками было произведено большое количество органических синтезов, и многие соединения, которые ранее считались необходимыми продуктами жизнедеятельности, были получены в лаборатории из их неорганических элементов. Таким образом, разделение химии на “органическую” и “неорганическую” является чисто искусственным и сохраняется лишь для удобства, поскольку прежнее разделение науки определяется как химия соединений углерода.

286 “Wahreit und Irrthum im Darwinismus.” Berlin, 1875.

287 [Англ. изд. Компетентные органы упрекали меня в том, что я облек свои идеи по теории отбора в форму ответа фон Гартману. Я охотно признаю, что этого автора нельзя считать лидером существующих философских взглядов на теорию происхождения в Германии; Фредерик Альберт Ланге, безусловно, имеет гораздо больше прав на эту позицию. Ланге, однако, не борется с этой теорией; он принимает и развивает ее наиболее красиво и доходчиво на прочной философской основе таким образом, как никогда раньше не делалось с этой точки зрения (“Geschichte des Materialismus”, 3-е изд., 1877, т. ii. стр. 253-277). По большинству пунктов я могу только согласиться с Ланге. Фон Гартман, однако, чьи возражения, как мне показалось, были подкреплены обширными научными знаниями, предоставил мне подходящую

возможность развить мои собственные идеи по некоторым существенным моментам теории отбора. Только в этом смысле я попытался вмешаться в работу этого автора, поскольку опровержение его взглядов как таковых было для меня второстепенным соображением.] [Главным выразителем доктрины органической эволюции в нашей стране является мистер Герберт Спенсер, в “Принципах биологии” которого, том i, глава xii, можно найти виртуозную трактовку теории происхождения с “механической” точки зрения. R.M.]

288 [Приведенные выше взгляды на природу изменчивости, которые также были широко выражены в первом эссе “О сезонном диморфизме бабочек” (стр. 114, 115), полностью подтверждаются Гербертом Спенсером (*лок. цит. по* главы ix. и x.), а совсем недавно A. P. Уоллесом в статье “Происхождение видов и родов” (*Девятнадцатый век*, том vii., 1880, стр. 93). Смотрите также некоторые замечания Оскара Шмидта в его “Доктрине происхождения и дарвинизме”, Интернат. Наука. Сер. 3-е. изд. 1876, с. 173. R.M.]

289 [Этот закон был прекрасно применен Гербертом Спенсером для объяснения того, почему при неограниченном количестве пищи организм не увеличивается в размерах бесконечно. “Принципы биологии”, том i, стр. 121-126. R.M.]

290 [Англ. изд. Эта идея, ранее высказанная мной, встречается также у Ланге (“Теория материализма”, ii. 265), и там она очень красиво иллюстрируется иллюстрациями из современной химии. Ланге сравнивает то, что я выше назвал “физическим строением” организма, с химическим строением одной из тех органических кислот, которые при замене отдельных элементов могут превращаться в более сложные кислоты, но которые, так сказать, всегда подвергаются “дальнейшему развитию” только в одном определенном и узко ограниченном направлении. Здесь, как и в случае с организмом, число возможных вариаций очень велико, но, тем не менее, ограничено, поскольку “то, что может или не может возникнуть, заранее определяется определенными гипотетическими свойствами молекулы”.]

291 “Происхождение видов”. 4-е немецкое изд., стр. 19; 5-е английское изд., стр. 6.

292 [Г-н A. P. Уоллес в своей статье, на которую ссылаются в последний раз, приводит некоторые наиболее ценные измерения млекопитающих и птиц, показывающие степень вариабельности различных частей тела. Эти наблюдения были опубликованы Дж. A. Алленом в мемуарах “О млекопитающих и зимующих птицах Восточной Флориды” и др. (Бюллетень Музея сравнительной зоологии Гарвардского колледжа, Кембридж, Массачусетс, том ii. № 3.) R.M.]

293 [См. примечание 142, стр. 310. R.M.]

294 “Die Darwin’sche Theorie,” Dorpat, 1875.

295 [Известно определенное количество случаев мимикрии между видами, оба из которых, по-видимому, вызывают тошноту. Наиболее удачное обсуждение этой сложной проблемы дано Фрицем Мюллером на примере двух бабочек *Ituna Ilione* и *Thyridia Megisto* в статье, опубликованной в *журнале "Космос"*, май 1879 г. (стр. 100). Автор показывает с помощью математических рассуждений, что такое сходство между охраняемыми видами может быть объяснено естественным отбором, если мы предположим, что молодые птицы и другие насекомые-преследователи должны на собственном опыте узнать, какие виды неприятны, а какие можно безопасно съесть. См. также Proc. Ent. Soc. 1879, стр. xx-xxix. R.M.]

296 See Haeckel's "Generelle Morphologie," ii. 107.

297 "Über die Berechtigung der Darwin'schen Theorie," Leipzig, 1868.

298 "Populäre wissenschaftl. Vorträge," vol. ii., Brunswick, 1871, p. 208.

299 "Das Unbewusste vom Standpunkte der Physiologie u. Descendenztheorie," Berlin, 1872, p. 89. Второе издание вышло в 1877 году под собственным именем Фон Хартмана.

300 "Über die Berechtigung," &c., Leipzig, 1868. В этой работе будет кратко изложена теоретическая концепция изменчивости, предложенная здесь несколько более широко. [В последнем издании "Происхождения видов" Дарвин утверждает в отношении прямого действия условий жизни как производящих изменчивость, что в каждом случае существуют два фактора: "природа организма и природа условий". 6-е изд., стр. 6. R.M.]

301 [Хотя эволюционисту вряд ли нужно, возможно, будет полезно напомнить обычному читателю, что все эксперименты по самопроизвольному зарождению, или абиогенезу, до сих пор приносили отрицательные результаты; жизнь не возникает, когда принимаются надлежащие меры предосторожности для исключения атмосферных микробов. Но хотя нам до сих пор не удалось воспроизвести в наших лабораториях особую комбинацию условий, необходимую для придания коллоидной органической материи свойства "жизнеспособности", последовательный эволюционист вынужден верить, исходя из аналогии со всеми процессами природы, что в определенный период истории Земли были созданы необходимые физические и химические условия и что какая-то простая форма или формы жизни возникли "спонтанно", *m.e.* под действием естественных причин.

302 See Haeckel's "Generelle Morphologie," vol. ii. p. 203, and Seidlitz, "Die Darwin'sche Theorie," 1875, p. 92 *et seq*.

303 [В недавно опубликованной работе доктора Вильгельма Ру этот автор попытался развить идею аналогии между борьбой за существование и выживание наиболее приспособленных особей и видов и борьбой за существование и выживание частей индивидуального организма. See "Der Kampf der Theile im Organismus: ein Beitrag zur Vervollständigung der mechanischen Zweckmässigkeitslehre," Leipzig, 1881. R.M.]

304 [Eng. ed. Между тем Оскар Шмидт показал, что фон Хартманн под названием "Бессознательное" вновь наделяет старую жизненную силу некоторой долей ее былой мощи. "Die naturwissenschaftlichen Grundlagen der Philosophie des Unbewussten," Leipzig, 1877, p. 41.]

305 *Цит. по.* стр. 175.

306 *Цит. по.* стр. 156.

307 "Über die Cuninen-Knospenähren im Magen von Geryonien." Перепечатка из книги "Миттейл. des naturwiss. Vereines," Graz, 1875.

308 [См. "Происхождение видов" Дарвина, 6-е изд. стр. 33, 34 и 201-204. R.M.]

309 [Англ. изд. See Kant's "Allgemeine Naturgeschichte und Theorie des Himmels."]

310 "Das Unbewusste vom Standpunke der Physiologie und Descendenz-Theorie," Berlin, 1872, p. 16.

311 [Англ. изд. См. “Микрокосмос” Лотце, 1-е изд., том iii. стр. 477-483.]

312 See Helmholtz’s “Populäre wissenschaftl. Vorträge,” vol. ii., Brunswick, 1872.

313 See also Fr. Vischer’s “Studien über den Traum. Beilage zur Augsburger Allgem. Zeitung,” April 14th, 1876. Геккель также включает эту идею в свое недавнее эссе, которое уже цитировалось, “Die Perigenesis der Plastidule”, Берлин, 1876, стр. 38 *и далее*.

314 См. Von Hartmann, *цит. по:* стр. 158.

ОШИБКИ.

Страница 81, строка 8 сверху, и по всему эссе вместо “*Дафниды*” читать “*Дафнииды*”.

Страница 95, строка 3 снизу, вместо “Daphnoidea” читать “Дафниацея”.

Страница 166, строка 7 снизу (примечание), вместо “стр. 438” читать “стр. 433”.

Страница 245, строка 17 снизу (примечание), вместо “Ställ” читать “Stoll”.

На странице 263 после слова “насекомые” (нижняя строка примечания) добавьте: “но вся маркировка наводит на мысль о неприятности”.

Страница 296, строка 3 снизу, вместо “Стелина—коллекционер” читать “Стелин—коллекционер”.

Страница 305, строка 5 снизу (примечание), вместо “В 1869 году” читать “В 1865 году”.

Страница 434, нижняя строка примечания, вместо “Geometræ” читать “Bombycidae”.

Страница 494, строка 2 сверху, вместо слов “из которого произошла личиночная форма” читать “из личиночной формы, которая”.

Страница 542, строка 12 сверху, вместо “*Дионе Ваниль*” читать “*Дионе Ваниль*”.

Страница 544, строка 15 снизу, вместо “*Сидерон*” читать “*Сидерон*”.

Примечания переписчика

Пунктуация, переносы и орфография были приведены в соответствие, когда в этой книге было обнаружено преобладающее предпочтение; в остальном они не изменялись.

Исправлены простые типографские ошибки; исправлены случайные несбалансированные кавычки.

Двусмысленные дефисы в концах строк были сохранены.

“Опечатки”, приведенные в конце этого тома, были применены к соответствующему тексту этой электронной книги.

Сноски и ссылки на них были перенумерованы в одну непрерывную последовательность и перенесены в конец текста этой книги, непосредственно перед Указателем. Ссылки на некоторые сноски приведены несколько раз. Некоторые ссылки “См. Примечание” могут быть неверными.

Устройства для чтения, которые не могут отображать некоторые символы в этой книге, могут заменять их вопросительными знаками или другими заполнителями.

Страница 137: “лунулес, у 1 было 3, у 1 было 3 и 4-й” было напечатано именно так.

Страница 142: “из 10 женщин 8 были изменены” было напечатано с опечаткой как “были 7”, что было арифметической ошибкой; исправлено здесь.

Страница 151: “Изменений не наблюдалось” было напечатано как “плата”; изменено здесь.

Страница 414: “Hippophae” было напечатано именно так, а не как “Гиппофа”.

Страница 423: “Стадия VII. Окукливание”. было напечатано во второй колонке.

Страница 436: “Фаэтон” было напечатано именно так, а не как “Phæton”.

Страница 642: “yelk” было напечатано именно так.